ACTA BOTANICA

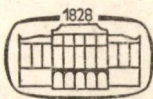
ACADEMIAE SCIENTIARUM HUNGARICAE

ADIUVANTIBUS

V. FRENYÓ, A. GARAY, I. HORVÁTH, I. MÁTHÉ,
E. NAGY, S. SÁRKÁNY, B. ZÓLYOMI

REDIGIT

T. HORTOBÁGYI

TOMUS XIX FASCICULI 1—4

AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST
1973

ACTA BOTANICA

A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA BOTANIKAI KÖZLEMÉNYEI

SZERKESZTŐSÉG ÉS KIADÓHIVATAL: 1054 BUDAPEST, ALKOTMÁNY UTCA 21.

Az *Acta Botanica* német, angol francia és orosz nyelven közöl értekezéseket a botanika tárgyköréből.

Az *Acta Botanica* változó terjedelmű füzetekben jelenik meg, több füzet alkot évenként egy kötetet.

A közlésre szánt kéziratok a következő címre küldendők:

Acta Botanica, Budapest 502, Postafiók 24.

Ugyanerre a címre küldendő minden szerkesztőségi és kiadóhivatali levelezés.

Megrendelhető a belföld számára az „Akadémiai Kiadó"-nál (1363 Budapest Pf 24. Bankszámla 215.11428), a külföld számára pedig a „Kultúra" Könyv- és Hírlap Külkereskedelmi Vállalatnál (1389 Budapest 62, P.O.B. 149. Bankszámla 218-10990) vagy annak külföldi képviseleteinél, bizományosainál.

Die *Acta Botanica* veröffentlichen Abhandlungen aus dem Bereiche der botanischen Wissenschaften in deutscher, englischer, französischer und russischer Sprache.

Die *Acta Botanica* erscheinen in Heften wechselnden Umfanges. Mehrere Hefte bilden einen Band.

Die zur Veröffentlichung bestimmten Manuskripte sind an folgende Adresse zu senden:

Acta Botanica, Budapest 502, Postafiók 24.

An die gleiche Anschrift ist auch jede für die Redaktion und den Verlag bestimmte Korrespondenz zu richten. Abonnementspreis pro Band: $ 24.00.

Bestellbar bei dem Buch- und Zeitungs-Aussenhandels-Unternehmen »*Kultúra*« (1389 Budapest 62, P.O.B. 149 Bankkonto Nr. 218-10990) oder bei seinen Auslandsvertretungen und Kommissionären.

ACTA BOTANICA

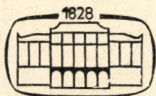
ACADEMIAE SCIENTIARUM HUNGARICAE

ADIUVANTIBUS

V. FRENYÓ, A. GARAY, I. HORVÁTH, I. MÁTHÉ, E. NAGY, S. SÁRKÁNY, B. ZÓLYOMI

REDIGIT

T. HORTOBÁGYI

TOMUS XIX

AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST

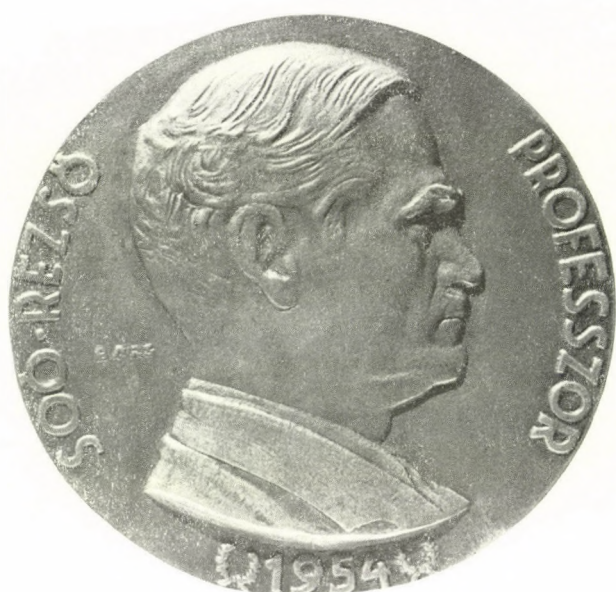
1973

ACTA BOT. HUNG.

Ad honorem Prof.-is Academici Dr. Dr. h. c. Rezső Soó (*1903)

SOÓ·REZSŐ
PROFESSZOR
1954

25 ÉVES·TANÁRSÁGÁNAK·EMLÉKÉRE
KOSSUTH-EGYETEM
·KARTÁRSAI TANÍTVÁNYAI·
Pulsatilla hungarica

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. III—XI (1973)

PROF. REZSŐ SOÓ, ACADEMICIAN ON HIS SEVENTHIETH BIRTHDAY

By

Editorial Staff of Acta Botan. Hung.

(Received: January 1, 1973)

The biography compiled for the occasion of the 70th birthday of Professor Rezső Soó Academician not only gives a summary of the more outstanding results achieved by the jubilee in the various part sciences of botany, but also makes us known the list of botany students' and fellow-workers' names, as well as the more significant studies published in books, larger series, periodicals. The biography also contains the 48 taxa named after him, together with the data of publications.

Rezső Soó was born on 1. August, 1903, at Székelyudvarhely, son of a Székely nobleman (primipilus family). He attended secondary school at Kolozsvár (today Cluj, Romania); subsequently he studied (as member of the Eötvös College), at the University of Budapest, with the view to teach natural history and chemistry (1921—1925). He wrote his doctoral thesis in botany (The Monograph of *Melampyrum*), in 1926 he was promoved sub auspiciis. Between 1925 and 1927 he worked, as the member of the Collegium Hungaricum, Berlin, in the Botanical Institute and Garden of Berlin-Dahlem. In the following two years (1927—1929) he was research-worker in the Biological Research Institute, Tihany (Hungary), in 1929—1935 extraordinary professor, between 1936 and 1940 ordinary professor in botany at the University of Debrecen, and Director of the Botanical Garden. In 1940—1944 he was professor in plant systematics at the University of Kolozsvár, Director of the Botanical Garden and of the Transylvanian Botanical Museum*. The years of 1945—1955 saw him back again at Debrecen, since 1953 Director of the Institute for Phytotaxonomy and Geobotany of the Eötvös Lóránd University, Budapest, and of the Botanical Garden. He retired in 1969. Between 1936 and 1939 as well as between 1951 and 1952 he was Dean of the same Faculty in Debrecen, which had a plaquette make on occasion of the 25. anniversary of his professor's activity, with his portrait on the surface and the relief of *Pulsatilla hungarica* on the back (Figs 2—3).

* His herbal collection, comprising some 50,000 sheets, was donated to the Transylvanican Museum Society, today it is in the posession of the Botanical Garden, University of Cluj.

He was elected corresponding member of the Hungarian Academy of Sciences in 1947, full member in 1951, President of the Biological Section (1952—1953), of the Principal Committe of Botany (1950—1958), and of the Hungarian Biological Society (1955—1958). He is honorary member of the Hungarian Biological Society (1960), the Society for the Dissemination of Knowledge, the Society of Hungarian Bibliophiles, and Honorary President of the Botanical Section (1963). He is full member of the Academia Leopoldino-Caroliniana of Halle (1940), honorary member of the Botanical Society of the USSR, of the Bulgarian Botanical Society and of the Zoological-Botanical Society of Vienna, corresponding member of the Botanical Society of Bavaria, of the Zoological-Botanical Society of Finland, and of the Phytogeographical Society of Sweden, as well as full member of the Botanical Society of France, and the Botanical Society of Poland, etc. He was also vice-President of the Phytogeographical Section of the International Botanical Congress at Stockholm (1950) and also at Paris (1954), furthermore, Honorary vice-President of the International Botanical Congress held at Edinburgh (1964). He is on the Editorial Boards of Vegetatio (The Hague), Feddes Repertorium (Berlin), Excerpta Botanica (West-Berlin) and of the series Pflanzenreich. He was regional advisor of Flora Europea (Reading).

He edited or published the following periodicals and series: Acta Geobotanica Hungarica (1936—1949), Scripta Botanica Musei Transsilvanici (1942—1944), Magyar Flóraművek I—VII (Hungarian Floristic Works 1937—1949), Fontes Florae Hungaricae (1943—1944), Annales Biol. Univ. Debrecen (1950—1954), Acta Botanica Acad. Scient. Hung. (1954—1972). He was awarded the KOSSUTH Prize (1951, 1954), the Order of Labour (1963), the Golden Medal of the Order of Labour (1973), the Jubilee Medal of the Botanical Society of France, and the medals of the Botanical Gardens of Rio de Janeiro, of Warsaw and of the KOMAROV Institute in Leningrad.

He published 26 books (monographs, floristic work, manuals, textbooks, etc.), and more than 380 scientific papers, in Hungarian, Austrian, German, French, English, Italian, Swiss, Russian, Polish, Romanian, Bulgarian, Dutch, Finnish, Spanish and Algerian periodicals, and besides these a great number of educational reports; the number of his reviews and encyclopaedia entries is well above 3000. (Between 1927 and 1971 he reported on Hungarian botanical literature in the Botanisches Centralblatt, Excerpta Botanica, Berichte über die wissenschaftliche Biologie, and in various other journals). He delivered lectures at Congresses, Symposia and universities in 16 European contries; he was invited professor for half a year in 1939 at Königsberg, he was not able to accept the invitation of the Sorbonne (1964).

R. Soó was collaborator of memorial volums published in honour of Profs. ABROMEIT (1927), AICHINGER (1954), BRAUN-BLANQUET (1954), DEGEN (1927), FONT-QUER (1968), GEORGESCU (1962), KOTILAINEN (1955), MÁGOCSY-

DIETZ (1925), PAWLOWSKI (1970), POP (1967), RÜBEL (1936), SĂVULESCU (1959).

His study tours covered the best part of Europe, extending from the Northern Sea to the Mediterranean, to Egypt, the Caucasus and to Asia Minor.*

Forty-eights plant names perpetuate his name. The list of plants he described or given name to has been published in various places: A Debreceni Egyetemi Növénytani Intézet . . . tíz éve "Ten years of the Botanical Institute of the University at Debrecen" 1940, Appendix pp. 26. Ad honorem academici professoris REZSŐ SOÓ sexagesimi Budapest, 1963 pp. 21 and Species at combinationes novae I—X. Acta Bot. Hung. **9—17.** (1963—1971).

Bibliographies of his works: A Debreceni . . . tíz éve (op. cit.), . . . második 10 éve (the second decade of the above Institute/1949), Publicationes membrorum Inst. Bot. Univ. Debrecen III. 1955, Publ. membrorum Inst. Systematico-Geobot. Univ. Budapest, 1953—1958 (1958), 1959—1960 (1961), 1961—1962 (1964), 1964—1965 (1966), 1966—1967 (1968), 1968—1969 (1970), 1970—1971 (1972) — Debreceni Egyetemi Bibliográfia I. Természettud. Kar ("University Bibliography of Debrecen I. Faculty of Natural Sciences") 1914—1944 (Budapest, 1956): 127—140 — Opera Botanica Academici Prof. Univ. R. Soó 1921—1966 (Budapest, pp. 17).

REZSŐ SOÓ was among the biggest European collectors of small graphic art (he owned approx. 80 000 sheets) which he bequeathed to the Museum of Applied Arts (1969); his library runs to some 10 000 volumes the botanical part, was donated to the Botan. Section of Nationalmuseum Garden of Budapest, and the Botan. Section of Nationalmuseum and the Botan. Institute in Debrecen. His stamp collection (the biggest in Hungary) was left to the Stamp Museum — with a will to be exhibited at Debrecen — his other collections were also left to the public.

It was his secondary school teacher, JÁNOS KARL, who endeared botany to R. Soó in his fourteenth year of age. He began to collect in 1917 and to publish in 1921. The university professors in Budapest had no direct effect on him and he followed in systematics the principles of R. WETTSTEIN in Vienna (dedicating to him his *Melampyrum* monograph), while in phytocoenology he adhered to the methods of the Zurich-Montpellier school, being the distant follower of E. RÜBEL and J. BRAUN-BLANQUET — yet in essence remaining an autodidact.

In his doctorate thesis (1926) Soó showed that the seasonal polymorphs originated (contrarily to WETTSTEIN'S prevailing theory) not by the effects of agriculture, but are natural ecotypes. One these bases he wrote his *Melampyrum* and *Rhinanthus* monographs**.

* Cf. BK. **59**:211—214

** In the latest elaboration of the Flora Europeae, WEBB does not completely agree with his views; cf. Feddes Rep. **83**, 1972.

R. Soó is one of the best specialists of European orchids. He critically elaborated the orchids of SE Europe and the Near East already in the twenties, and with G. KELLER those of Europe and the Mediterranean (1930—40) — still an authoritative source, and thus reprinted in 1972. In the sixties and seventies, he published generic reviews (*Ophrys*, *Dactylorhiza*, *Epipactis*, *Orchis*; cf. p X.), and a great number of systematic monographs and papers were further published on the Carpatho-Pannonian taxa of several critical genera and species groups (cf. p. X.).

R. Soó edited the series "Magyar Flóraművek" (seven volumes, authoring five of them, cf. p. IX, in 1936—47) and considerably increased knowlegde on the floras of the Nyírség, the Mts. Sátor and the Mts. Bükk (E and N Hungary). He was co-author of the Flora of Kolozsvár by E. J. NYÁRÁDY, and wrote, together with S. JÁVORKA and several others, the handbook of Hungarian flora, and with Z. KÁRPÁTI the new identification work of the Hungarian Flora (cf. p. IX.).

Soó's evolutional phytosystematics (1953—65) is being taught not only in Hungarian colleges, but also at several Romanian and Czechoslovakian universities; it is well known in the West and in the Soviet Union as well. He expounded a number of new concepts concerning the phylogeny of the *Cormophyta* (between 1949—1972); his system and phylogenetical tree is included in detail in also the latest edition of ENGLER's Syllabus (1964), still he modified it in 1967; in 1972 he harmonized it with the TAHTADJAN-CRONQUIST system (Synopsis V: 521—532). In 1947, he called attention to systematical problems heretofore neglected in cytogeography.

He as the founder, and leader for some decades, of the so-called Debrecen school, laying with numerous students and co-workers (cf. p. VIII.), the areal-geographic and coenological fundations, of the Hungarian flora and vegetation. He gave a modern recast (1947—51) after two decades of the first phytocoenological monograph (Kolozsvár 1927) of the entire Carpathian Basin. With recourse to the first quantitative surveys in Hungary, Soó described in great outlines the plant associations of the Balaton area and Sopron, and in detail those of regions east of the Tisza and the Nyírség, as well as several associations from Transylvania (Mezőség, Northern Bihar, the Radna Alps, Székelyföld). Besides the comprehensive analyses of the alkaline, sandy and bog vegetation in Hungary, he conducted comparative forest and forest type investigations and submitted a picture of the woods of the Great Plain (in MAGYAR 1960), as well as a summary synthesis of the *Fagion* associations of SE Europe and the Soviet Union (1964). He collated a critical review of the Pannonian phytocoenoses (1957—63), and then their new system (1968—71) (cf. p. X.).

Perhaps his most outstanding geobotanical result was: he stated that in the Late-Pleistocene the landscape of the Alföld (Great Hungarian Plain)

was earlier a climatic steppe, followed later by a forest-steppe vegetation (1926, 1929), which is represented also in the Hungarian Central Range by the karstic shrub-forests. (1940). The different elements of the Puszta-vegetation appeared sequently in four ages: in the Late-Glacial (as cool-continental species of the loess-steppes), in the Boreal (as xerothermic continental-pontic plants), in the Atlantic (as submediterranean elements) and in the historical age (as weeds of the steppes).

He was the first to conduct microclimatic investigations in Hungary (1929), continued by his students; however, those from the Nyírség remained unpublished and those from Transylvania were lost.

R. Soó put the finishing touches to his chef d'oeuvre to the fifth volume of the Hungarian Flora and Vegetation, in 1973, the work he planned to do from his early youth. The work is the modern, critical summary of the results of all Hungarian floristical, microtaxonomical, and coenological investigations broken down to species, at present the biggest coenological floral work (volume 6 of the registers in preparation). This work is a milestone in Hungarian botanical literature, equaling the fundamental contributions of KITAIBEL, BORBÁS, and JÁVORKA. It was laudably treated by both Hungarian and foreign reviewers.* The Taxon (**20** : 630, 1971), called it an "epoch-making manual of taxonomy and geobotany", and, as MARKGRAF wrote (Bot. Jahrb. **91:** 14, 1971), "Es gibt wohl kein Land, in dem eine Übersicht der Vegetation und Flora von der Hand eines Autors so vollständig und so eingehend dargestellt wird, wie in diesem Handbuch". LÖVE writes: [1973 in litt. — Although according to the author (Soó) with exaggerated politeness] "I know no work in botany from his century that is as important and as likely to stand the tooth of rime".

The wife of R. Soó ILUS GALLÉ, physician, (1906—1970), his company on many research and collecting trips, was his excellent photographer of landscapes and plants. He very loved her and their favourite cats.

During his acting professorship for four decades, R. Soó educated several generations of geobotanist and taxonomist; their list is given below. He also launched several zoocoenologists; amoung them, M. UDVARDY, professor at the University of Sacramento, USA, dedicated his book "Dynamic Zoogeography" to his erstwhile master.

Appendix. 13. szept. 1973 the KOSSUTH LAJOS University of Debrecen grantee him the title of doctor honoris causa.

R. Soó's students and co-workers working in botany are as follows:

* The enumeration of collecting and study trips is given in: "A Debreceni ... tíz éve, 1940 (cited above), and in Bot. Közl. **59,** 1973.

(Abbreviations: Bp = Budapest, Db = Debrecen, Kv = Kolozsvár)

1. László Aszód (Db, b. 1909, Szeged; teacher)
2. Ágnes Babay (Bp, b. 1941, Bp.; teacher)
3. Ferenc Balázs (Db, b. 1913, Zólyom; college prof. cand. biol.)
4. Zoltán Baráth (Bp, b. 1924; senior research worker)
5. Bertalan Baskay-Tóth (Db, b. 1903, Varsány; prof. univ. agr., cand. agr.)
6. László Bérczi (Db, b. 1913, Eperjes; teacher)
7. Attila Borhidi (Bp, b. 1932, Bp; senior res. worker, cand. biol.)
8. Olga Borsos Mrs. Szabó (Db, b. 1926, Db; senior res. work., doc. univ., cand. biol.)

8.a. István Csapody(—. b. 1930 Sopron; forestry engineer, res. worker)

9. Zoltán Böszörményi (b, 1929. prof. univ., cand. biol., now in Nigeria)
10. Győző Csongor, (Db, b. 1915. Szeged; museologist)
11. István Csürös (Kv, b. 1914, Székestóhát; prof. univ. Cluj, dr. biol.)
12. Rózsa Draskovits Mrs.Mészáros (Bp, b. 1941, Bp; assist. univ.)
13. Gábor Fekete (Bp b. 1930, Bp; assist. depart. head, cand. biol.)
14. Lajos Felföldy (Kv. b. 1920, Mór; scient. consultant, cand. biol.)
15. János Göllner (later Dohy) (Db, b. 1905, Kv; res. work., formerly college prof.)
16. Klotild Halvax (Db, b. 1903, Besztercebánya; teacher?)
17. Zoltán Hargitai (Db, b. 1912, Mezősámsond † 1945, Bavaria; doc. univ.)

17.a. Balázs Helmeczi (Db., b. 1928, Rohod; prof. univ. agr.)

18. András Horánszky (Bp, b. 1925, Bp; doc. univ., cand. biol.)
19. József Igmándy (Db, b. 1897, Püspökladány † 1950, Hajdúnánás; teacher)
20. István Isépy (Bp, b. 1942, Bp; res. work.)
21. Pál Jakucs (Db. b. 1928, Sarkad; prof. univ., dr. biol.)
22. Pál Juhász—Nagy (Db–Bp, b. 1935, Db; chief assist. univ., cand. biol.)
23. Gabriella Kádár (Kv, b. 1916, Atyha; teacher)
24. István Kárpáti (—, 1924, Baja; prof. univ. agr., cand. biol.)
25. Vera Kárpáti (born Nagy, Mrs. Kárpáti) (—, b. 1927, Db; res. work.)
26. Mária Kiss (Db, b. 1914, Tiszafüred; teacher)
27. Magda Komlódi Mrs. Járai (Bp, b. 1931, Battonya; doc. univ., cand. biol.)
28. György Komlóssy (Db, b. 1900, Krasznahorvát; head of sect.)
29. István Konecsni (Bp, b. 1919, Gyömrő; head engineer)
30. Éva Kovács Mrs. Endrődy (Bp, b. 1928, Bp; formerly assist. univ., now in Union of South Africa)
31. Margit Kovács (Bp, b. 1930, Szentendre; senior res. work., dr. biol.)
32. Julia Lacza Mrs. Szujkó (Bp, b. 1930, Dömsöd; head of depart., cand. biol.)
33. Edit Láng Mrs. Kovács (Bp, b. 1938, Bp; first assist. univ.)
34. Pál Magyar (Db, b. 1895, Cegléd; † 1969, Sopron; prof. univ. forestry, dr. biol.)
35. Imre Máthé (Db, b. 1911, Db; scient. consultant, formerly prof. univ. agr., academician)
36. Ferenc Mecs-Balogh (Db, b. 1899, Békéscsaba; pharmacist)
37. Antal Nyárády (Kv, b. 1920, Marosvásárhely; prof. univ. agr. Cluj)
38. László Oláh (Db, b. 1904, Kassa; prof. univ., now in Indonesia?)
39. Rózsa Palitz Mrs. Tarján (Db, b. 1911, Nyíregyháza; teacher)
40. Menyhért Pethő (Db, b. 1933, Pátroha; doc. univ. agr., cand. biol.)
41. Tamás Pócs (Bp, b. 1933, Bp; college prof., cand. biol. now Tanzania)
42. László Pólya (Db, b. 1922, Hajdúszoboszló; doc. univ.)
43. Szaniszló Priszter (—, b. 1917, Temesvár; doc. univ., direct. bot. gard., cand. biol.)
44. Dezső Révy (Db, b. 1900, Szombathely; † 1954, Bp; prof. univ. agr.)
45. Tibor Simon (Db–Bp, b. 1926, b. Db.; prof. univ., dr. biol.)
46. Gábor Szemes (—, b. 1907, Nagyszalonta; senior res. work., formerly doc. univ., cand. biol.)
47. Lajos Szücs (Kv, b. 1920, Db; teacher, veterinary surgeon)
48. Miklós Tatár (Db, b. 1913, Kék; teacher)
49. Lajos Timár (Db, b. 1918, Zagreb; † 1956, Szeged; teacher, cand. biol.)
50. Gábor Ubrizsy (Db, b. 1919, Ungvár; † 1973, Bp; scient. consultant, formerly direct. inst. phytopathol., academician)
51. Miklós Ujvárosi (Db, b. 1913, Hajdúnánás; direct. bot. gard., dr. sc. agr.)
52. Mihály U. Szabó (Db. b. 1912, Db; pharmacist)
53. Gábor Vida (Bp, b. 1935, Bp; prof. univ., dr. biol.)
54. Elemér Vozáry (Db, b. 1930, Nagyvisnyó; † 1955, Db)
55. Bálint Zólyomi (Db, b. 1908, Pozsony; direct. inst. bot., academician)

Publications of greater importance

I. Independent greater works

(Enchiridia, florae, monographiae)

1. Növénytan. Botanica. — Kolozsvár-Cluj, pp. 276 (1926)
2. Geobotanische Monographie von Kolozsvár (Klausenburg) Debrecen pp. 152 (1927)
3. Systematische Monographie der Gattung Melampyrum (ex Feddes Rep. 23—24. separatim editum, R.v. Wettstein dedicatum) Berlin, pp. 100, tab. 3 (1927)
4. (et G. KELLER): Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. II. Kritische Monographie. Berlin, pp. 472 (1930—1940); Reprint, Königstein-T. (1972)
5. Floren- und Vegetationskarte des historischen Ungarns. Debrecen, pp. 35, tab. 2. (1933)
6. Flora regionis montium Mátra. Debrecen, pp. 89. tab. 1. (1937)
7. (et I. MÁTHÉ): Flora planitiei Hungariae Transtibiscensis. Debrecen, pp. 192, tab.1. (1938)
8. Vergangenheit und Gegenwart der pannonischen Flora und Vegetation. Halle, pp. 50, tab. 10. (1940)
9. Prodomus florae Terrae Siculorum, Kolozsvár, pp. 24 + 146, tab. 1. (1940)
10. (NYÁRÁDY E. GY. et SOÓ R.): Kolozsvár és környékének flórája. (Flora oppidii et regionis Kolozsvár). Kolozsvár, pp. 14 + 688 (1941—1944)
11. Prodromus florae Terrae Siculorum. Supplementum. Kolozsvár, pp. 62 (1943)
12. Floren- und Vegetationskarte Europas. Kolozsvár, pp. 12, tab. 2. (1944)
13. Fontes Florae Hungaricae. Bibliographia operum Cehoslovenicorum. Kolozsvár, pp. 60 (1943)
14. Növényföldrajz. (Geobotanica.) ed. 1. Budapest, pp. 208, tab. 34 (1945), ed. 2. pp. 68 (1953), ed. 3. pp. 68 (1956), ed. 4. pp. 160, tab. 25, (1963) ed. 5. pp. 152, tab. 25 (1965)
15. Prodomus Florae regionis Mezőség. Debrecen, pp. 21 + 125 (1949)

16—17. (et S. JÁVORKA): A magyar növényvilág kézikönyve. (Manuale Florae Hungariae.) I—II. Budapest, pp. 46 + 1120 (1951)

18. Fejlődéstörténeti növényrendszertan. (Taxonomia phylogenetica plantarum.) ed. 1. Budapest. pp. 520, tab. 12, (1953), ed. 2. pp. 560. tab. 12 (1963), ed. 3. idem (1965)
19. Conspectus des groupements végétaux dans les Bassins Carpatiques I. Les associations halophiles. Debrecen, pp. 60 (1947), II. Les associations psammophiles et leur génétique. (ABH **3**: 43—64, tab. 5, (1957)
20. Die regionalen Fagion Verbände und Gesellschaften Südosteuropas. Budapest, pp. 104 tab. 4 + 32 (1964)
21. (et Z. KÁRPÁTI) Magyar Flóra (Flora Hungarica) Budapest, pp. 846 (1968) — Növényhatározó II.

22—26. A magyar flóra és vegetáció rendszertani- növényföldrajzi kézikönyve. Synopsis systematico-geobotanica Florae Vegetationisque Hungariae. Budapest I. pp. 590, tab. 1. (1964), II. pp. 656 (1966), III. pp. 506 + 51 (1968), IV. pp. 614 (1970), V. pp. 724 (1973)

II. Series

1. Kritische Bemerkungen zur Kenntnis der ungarischen Flora. I—V. 1—24. (BK. **22—29**, 1925—1932)
2. Beiträge zur Kenntnis der Flora und der Vegetation des Balatongebiets. I—V. (MBIM **2—5.** 1928—1932).
3. Zur Systematik und Soziologie der Phanerogamen-Vegetation der ungarischen Binnengewässer. I—VI. (MBIM **2, 7, 8, 10, 17.** AMNH. **39,** 1928—1948)
4. Les associations végétales de la Moyenne Transsylvanie I—II. (AMNH N.S. **1,** pp. 71, tab. 10 (1951), AGH **6.** 2 : 3—107, tab. 3. (1949)
5. Systematische Übersicht der pannonischen Pflanzengesellschaften. I—VI. (ABH **3—9** cca pp. 185, 1957—1963).
6. Species et combinationes novae florae Europae praecipue Hungariae I—X. (ABH **9—17.** 1963—1971)
7. (et alii) Über einige Formenkreise der ungarischen und karpatischen Flora I—XVIII$_6$ (Ann. Bp. **7—13.** 1964—1973, ABH **14.** 1968).

III. Studies in periodicals

a) Phylogenia, systema novum Spermatophytorum: AGH **6,** 2. (1949), Acta Biol. Hung. **4:** 257—306 (1953), Ann. Bp. **4** (1960), Feddes Rep. **76:** 63—81 (1967), ABH **13:** 201—233 (1967), Botan. Shurn. **53.** (1968)

b) Taxonomia specialis: *Melampyrum* (cf. libri no. 3), Journ. Bot. **65.** (1927), Archiv. Botanico **4.** (1928), Pflanzenareale **5/1** (1939). Omagiu lui T. Săvulescu 725 ff. (1959), Flora Europaea III. (1972)

Rhinanthus: Feddes Rep. **26:** 179—219 (1929), ABH **16:** 193—206 (1970), Flora Europaea III. (1972)

Alchemilla: (et R. PALITZ) Feddes Rep. **40:** 241—273 (1936)

Festuca: ABH **2:** 187—220 (1955), **18:** 368—377 (1973)

Ranunculus auricomus agg.: ABH **10:** 221—237, **11:** 395—404, tab. 14, (1964—1965)

Orchideae: 22 (opera majora, cf. libri no. 4): Botan. Archiv. **23:** 1—196 (1928), (Südosteuropa-Südwestasien), AMNH **26:** 330—384 (1929) (Ostasien), Pflanzenareale **3**/7 7 (1932); *Ophrys:* ABH **5:** 437—471 (1959), **16:** 373—392 (1970), **18:** 379—384 (1973); *Orchis* et *Dactylorhiza:* Ann. Bp. **3:** 335—357 (1960), Jahresb. Naturw. Ver. Wuppertal **21—22** (1968), **24** (1973), Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord **24** (1933), Rev. Roumaine Biol. **12.** (1967)

Genera varia p.e. *Saponaria* (1921), *Consolida* Öst. Bot. Zschr. **71** (1922), *Aster* (1925), *Larix* (Bull. Soc. Bot. France **79,** 1932), *Sorbus* (1937), *Potamogeton* (Feddes Rep. **45.** 1938), *Hieracium* (1943), *Salicornia* (1960), *Fraxinus* (1960), *Pulsatilla* (1966), *Erophila* (1968), *Thymus* (1970)

c) Geobotanica floristica et genetica, praecipue Hungariae (cf. libri no 8) Ungar. Jahrb. Berlin **6.** (1926, Die Entstehung der ungarischen Puszta) — Journ. of Ecol. **17:** 329—350 (1929), Geogr. Mitt. Budapest (1941) 51—80, Phyton **8:** 114—129 (1959), Földr. Értesítő **8** (1959), Ann. Bp. **4** (1961), ABH **7:** 147—174 (1961), Collectanea Bot. Barcelona **7:** 1109—20 (1968), Annal. Bot. Fennici **5:** 349—357 (1966)

d) Arealgeographia, analysis florarum: MBIM **6:** 172—194 (1933), AGH **2** (1939), **5.** 1. (1942), Archiv. Soc. Zool. Bot. Vanamo **9.** suppl. (1955), Ann. Bp. **9—10** (1968)

e) Phytosociologia (cf. libri no. 14, 20) MBIM **3:** 1—51 (1930), Veröff. Geobot. Inst. Rübel **6:** 237—322 (1930) et publicationes de phytosoc. generali et applicata cca. 20, opera phytosociologica specialia praecipue de Hungaria et Romania cca. 60 (cf. libri 2, 8, 19, series 2, 4, 5), majores: Erdészeti Kísérletek **32** (1930), **36** (1934), **39** (1937), **47** (1947), Botan. Közl. **30** (1933), **35** (1938), **36** (1939), AGH **4** (1941), **6.** 1 (1947), Vegetatio **4** (1952), **5—6** (1954), ABH **1** (1955), **14:** 385—394 (1968), **15** (et alii): 137—165, (1969): **17:** 127—179 (1971: Aufzählung d. Assoziationen der ungarischen Vegetation) etiam de Bulgaria et Unione Sovietica (Ann. Bp. **1** (1957), **6** (1963) resp. **2** (1958)

f) Floristica, nomenclatura (cf. libri 6, 7, 9, 10, 11, 15, 16—17, 21,22—26) cca 50, additamenta ad floram Hungariae (sic regio Balatonica, mt. Bükk, Sátorhegység, planities Hungariae: Tiszántúl, Nyírség), et Romaniae (regio centralis Transsilvaniae, Mt. Lápos-Radna, Hargita, Transs. orientalis) Bulgariae etc. Novissime: Systematisch-nomenklaturische Bemerkungen zur Flora Mitteleuropas . . . Feddes Rep. **83**: 129—212 (1972)

g) Historia botanices, bibliographiae, necrologi cca 40, (cf. libri no. 13), sic The graphic art of the XVIII—XIXth centuries in the service of the botany, Debrecen, pp. 23 (1947), — Bibliographia phytosociologica: Hungaria. (Excerpta Bot. B. **2**: 93—156, 1960). Publicationes variae de protectione naturae, de hortis botanicis, de congressis et itineribus etc. cca. 40, etiam populares multae, recensiones supra 1500, additamenta in lexicis cca 2000.

Taxa de Prof. R. Soó nominata

Aesculus hippocastanum L. var. *sooi* Pénzes (1955, Kert. Kar. Évk. **2:** 119), — *Alchemilla*×*sooi* Palitz (1936, AGH **1:** 115), — *Amaranthus blitoides* S. Wats. f. *sooi* Priszter (1953, Kert. Kar. Évk. **2:** 195) — *Arctium*×*sooi* Máthé (1937, AGH **1:** 239 = *A. debrayi* Senay 1936) — *Arum*×*sooi* Terpo (1973, ABH **18:** 270) — *Aquilegia vulgaris* L. var. *sooi* E. Kovács (1966, Ann. Bp. **8:** 306) — *Bromus japonicus* Thunbg. subsp. *sooi* Pénzes (1936, BK **33:** 122) — *Carex*×*sooi* Jakucs (1952, AMNH N.S. **3:** 89) — *Centaurea achtarovii* Urumoff subsp. *sooiana* Borhidi (1957, AMNH N.S. **8:** 220—221) — *C.*×*sooi* Nyár. (1944, Kolozsvár flórája 583) — *Coniothyrum sooi* Tóth (1962, AMNH **52:** 18) — *Cornus mas* L. f. *sooi* Kárp. (1951, Kert. Kar. Évk. **1:** 183) — *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó subsp. *sooiana* Borsos (1959, ABH **5:** 324 sub *Dactylorchide;* 1961, Ann. Bp. **4:** 76 sub *Dactylorhiza*) — *D.*×*sooi* (Ruppert 1938 in KELLER—Soó Mon. Orch. Eur. **2:** 398 sub Orchide) Soó (1960, Ann. Bp. **3:** 354) — *Dianthus lumnitzeri* Wiesb. var. *sooi* Jáv. ex M. Kiss (1939, AGH **2:** 240) — *Diploneis sooi* Hajós (1972,

ABH **18:** 106) — *Euonymus europaeus* L. var. *sooi* Baráth (1956, BK **46:** 240) — *Euphorbia*×*sooi* Simon (1950, Borbásia **9:** 94) — *Festuca*×*sooi* Zólyomi (1938, BK **35:** 9) — nom. nud. — *Fraxinus angustifolia* Vahl. subsp. *pannonica* Soó et Simon var. [f.!] *sooiana* Kárp. (1968, BK **55:** 40) — *Hieracium zizianum* Tausch subsp. *sooi* F. Kováts (1952, Acta Biol. Hung. **3:** 238) — *Knautia arvensis* (L.) Coult. var. *sooi* Szabó (1942, ScrMT **1:** 49) — *Leontodon*×*sooi* Csongor (1947, AGH **6:** 69) — *Lilium martagon* L. subsp. *sooianum* Priszter (1966. ABH **13:** 183) — *Linaria vulgaris* Mill. f. *sooi* Balogh (1971, Acta Acad. Agriensis **9:** 402) — *Mentha longifolia* (L.) Nath. var. *sooi* Trtm. (1942, ScrMT **1:** 107) — *Ophrys*×*sooi* A. Fuchs (1928, Beih. Feddes Rep. **51:** 131) — [*Orchis sooi* Ruppert v. *Dactylorhiza*] — *Paronychia cephalotes* (M.B.) Bess. var. *sooi* Borhidi (1965, ABH **12:** 39) — *Phacus sooi* Hort. (1955, ABH **1:** 95) — *Plantaginacearumpolis sooi* E. Nagy (1963 ABH **9:** 407) — *Potentilla*×*sooiana* Borhidi et Isépy (1965, ABH **11:** 300) — *Pyrus austriaca* Kern. var. *sooiana* Terpó (1960, Kert. Főisk. Évk. **22:** 141) — *Ranunculus* [agamosp.] *sooi* Borsos (1963, ABH **10:** 225, **11:** 404) — *Quercus*× *sooi* Mátyás (1970, ABH **16:** 346) — *Salvia*×*sooi* Vajda (1943, ScrMT **2:** 136) — *Scenedesmus sooi* Hort. (1955, ABH **1:** 104—105) — *Serapias*×*sooi* Renz (1930, Feddes Rep. **28:** 251) — **Sooisporites** *elegans* E. Nagy (1967, ABH **14:** 359) — *Sorbus sooi* (Máthé 1937, AGH **1:** 223 p. subsp. *S. ariae*) Kárp. (1960, Feddes Rep. **62:** 199) — *Thymus*×*sooi* Lyka ex Soó (1966, ABH **12:** 121) — *Tricolporopollenites sooi* Kedves (1973, ABH **18:** 142) — *Valeriana officinalis* L. var. *sooi* Pócs et Simon (1957, AMNH N.S. **8:** 214) — *Veronica*×*sooiana* Borsos (1967, ABH **13:** 10)*

In hoc volumine (ABH **19**, 1973): *Chenopodium sooianum* Aellen — *Eugenia sooiana* Borhidi — *Phlegmariurus sooianus* Lawalrée — *Sooia ulugurica* Pócs — *Vaclavipollis sooiana* Nagy

* Abbreviationes: ABH: Acta Botanica Academia Scientiarum Hungariae — AGH Acta Geobotanica Hungarica — AMNH: Annales Musei Historico-Naturalis Hungarici — Ann. Bp.: Annales Universitatis Budapestiensis, Sectio Biologica — BK: Botanikai Közlemények — Kert. Kar. Évk.: Agrártudományi Egyetem Kertészeti Karának Évkönyve — MBIM: Magyar Biológiai Kutató Intézet Munkái, Tihany — ScrMT: Scripta Botanica Musei Transilvanici Kolozsvár

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 1—12 (1973)

ZUM FORMENKREIS VON CHENOPODIUM L. SECT. AMBRINA (SPACH) BENTH. UND HOOK. UND SECT. NIGRESCENTIA AELLEN

Von

P. AELLEN (Basel)

(Eingegangen 1. Januar 1973)

A distinct section (*Nigrescentia*) is established with *Chenopodium burkartii.* In the section *Ambrina,* the following new taxa are erected: *Ch. elegans, zoellneri, minuatum* and *ambrosioides* var. *costei.* An identification key is given and also the range of the various taxa described.

Bestimmungsschlüssel

1 (a) Blüten in ±endständigen, deutlich über der Blattregion stehenden, unbeblätterten Blütenständen 2

(b) Blüten in beblätterten, end- und seitenständigen Blütenständen oder in blattwinkelständigen Knäueln 6

2 (a) Blätter fiederspaltig mit meist ganzrandigen, zugespitzten Fiedern, wie das Perianth schwärzlich. Perianthzipfel etwas runzelig und schwach gekielt, breit dreieckig, über der Frucht zusammengeschlossen, an den Rändern weissgefranzt. Testa sehr fein wabig-grubig ....

1. *Ch. burkartii* (Aellen) Worosch.

(b) Blätter anders gestaltet; diese und das Perianth nicht schwärzlich werdend 3

3 (a) Perianthzipfel dorsal mit starkem, wulstigem Kiel 4

(b) Perianthzipfel nicht mit auffallend kräftigem, höckerig-wulstigem Kiel 5

4 (a) Blätter verkehrt-eiförmig bis spatelförmig, stumpf, am Rande schwach gezähnt. Samenschale mit eingegrabenen Puzzlelinien, kaum grubig.

2. *Ch. retusum* Moq.

(b) Blätter lanzettlich, spitz, mit entfernten, scharfen Zähnen. Samenschale undeutlich narbig-grubig, z. T. mit Puzzlelinien.. 3. *Ch. venturii* Aellen

5 (a) Blätter lanzettlich, fein gesägt-gezähnt. Perianthzipfel länger als breit, schwammig, auf dem Rücken abgerundet, am Grunde breitwulstig, sich mit

den Rändern überdeckend. Samenschale mit feinem Puzzlelinien, höchstens undeutlich narbig-grubig. .... 4. *Ch. sooianum* Aellen

(b) Blätter eiförmig, tief eingeschnitten gelappt, mit breiten, fast viereckigen Lappen. Perianthzipfel breit-dreieckig, mit den Rändern sich nicht bedeckend, schwach stumpf gekielt. Samenschale neben feinen Puzzlelinien mit kleinen, dicht geschlossenen, rundlichen Gruben..................
5. *Ch. querciforme* Murr

6 (a) Perianth mit 4, seltener 3 oder 5 Zipfeln. Blüten in vielblütigen Knäulen in den Blattwinkeln sitzend .... 6. *Ch. zoellneri* Aellen
(b) Perianth meist mit 5 Zipfeln. Blüten in Scheinähren oder Scheinrispen.. 7

7 (a) Perianth dicht mit kurzen, abstehenden, z. T. drüsigen Haaren bedeckt.
7. *Ch. minutum* Aellen
(b) Perianth mit krausen Haaren oder kahl 8

8 (a) Blüten mit sehr kleinen, unauffälligen oder fehlenden Deckblättern, die die Blüten nicht überragen ....8. *Ch. anthelminticum* L.
(b) Blüten mit grösseren Deckblättern 9

9 (a) Pflanzen nach Petroleum riechend. Blätter meist schmal und geschlitzt-gesägt oder (seltener) oval-elliptisch und dann buchtig-gelappt ..
9. *Ch. chilense* Schrad.
(b) Pflanze aromatisch riechend 10

10 (a) Pflanze ziemlich dicht behaart mit langen rauhen, abstehenden Haaren, seltener verkahlend 11
(b) Pflanze wenig behaart bis kahl, nur die Enden der jungen Triebe oft dicht weichbehaart.
11. *Ch. ambrosioides* L. 12

11 (a) Blätter breit eiförmig bis $\pm$ deltoidisch, lappig-gezähnt, am Grunde in eine stielartige Basis verschmälert. Lappen wenig tief eingeschnitten, breit abgerundet, stumpf oder spitz oder Lappen schmäler, wieder gezähnt ....10. *Ch. tomentosum* Pet.-Thou.
(b) Blätter breit-lanzettlich oder länglich-eiförmig, ungleichmässig wenig tiefgezähnt oder gesägt mit kleinen, scharfen Zähnen .... 11. c. *Ch. ambrosioides* L. var. *suffruticosum* (Willd.) Asch.et Graeb.

12 (a) Tragblätter gross 13
(b) Tragblätter klein 14

13 (a) Tragblätter spatelförmig, stumpf ....11. d. *Ch. ambrosioides* L. var. *spathulatum* (Sieb.) Aellen

(b) Tragblätter lanzettlich oder breit linear, spitz 11. b. var. *integrifolium* Fenzl

14 (a) Perianth kugelig, feigenförmig oder gedrückt, wenn etwas sternförmig, dann nicht deutlich und schmal gekielt ...11. a. var. *ambrosioides*
(b) Perianth sternförmig, Zipfel dorsal mit deutlichem, schmalem Kiel ... 11. e. var. *costei* Aellen

Zusammenstellung der Arten

Von der Sect. *Ambrina* (Spach) Benth. u. Hook., zu welcher nach der heute gebräuchlichen Auffassung alle in dieser Arbeit genannten Arten gehören, trenne ich *Ch. burkartii* ab und bilde mit ihr eine neue Sektion.

Sect. **Nigrescentia** Aellen, sect. nova[1]

Plantis perennibus, in statu siccandi nigrescentibus; foliis profunde pinnatifidus, utrinque paucis (max. 4) lobis simplicibus, dentiformibus, acutis; inflorescentiis terminalibus, paniculatis, fere aphyllis; perianthiis fere semipartitis, subrugosis, pauce carinatis, laciniis brevibus, triangularibus; pericarpiis valde adhaerescentibus; seminibus testis structuratis, foveolis psarse ornatis.

Bis heute nur in einer Art, der Typusart (Burkart 787), bekannt.

1. *Chenopodium burkartii* (Aellen) Worosch. in Journ. Bot. Urss 27, 3/4: 46 (1942). —
Ch. ambrosioides L. subsp. *Burkartii* Aellen in Rep. spec. nov. 26: 37 (1929); Aellen and Just in Am. Midl. Nat. 30 1 : 51 (1943).
Typus: Argentina: Estación agronómica Concordia, Entre Rios, 1927, A. Burkart nr. 787 (Herb. Aellen und Burkart).
Argentinien: Entre Rios: Barrancas Diamente, 1918, Báez nr. 461 (Herb. B. A., Aellen).
Cordoba: Häufiges Unkraut an den Zäunen zwischen den Quintas, 1871, Lorentz (Herb. Aellen). En la ciudad de Cordoba, 6,5. 1950. Hunziker nr. 8393 (Herb. Aellen).
Catamarca: Vallecito, 7.2. 1930, Castellanos (Herb. Aellen).
Tucuman: Rio Seco, 400 m, 1924, S. Venturi nr. 3268 (Us).

Sect. **ambrina** (Spach) Benth. und Hook., Gen. 3 : 51 (1883).

Die Arten der Sect. *Ambrina* besitzen in Amerika ein ausgedehntes Verbreitungsgebiet, das sich vom nördlichen Nordamerika (mit Ausnahme

[1] Wegen des Schwarzwerdens der Pflanzen während des Trocknens.

der nördlichen Zonen) bis hinunter nach Patagonien erstreckt und sowohl die tropisch-feuchten Urwälder, die trockenen Wüsten und Steppen als auch die alpinen Höhen der Anden umfasst. Es ist daher nicht verwunderlich, dass in dieser Sektion eine Vielgestaltigkeit an Formen auftritt, die die unterschiedlichen ökologischen Gegebenheiten widerspiegelt. Während einzelne Arten in ihrer Formenentwicklung scheinbar erstarrt sind (wie z. B. *Ch. retusum*, *Ch. querciforme*), zeigen andere Arten (*Ch. ambrosioides*, *Ch. chilense*) eine unerschöpfliche Formenmannigfaltigkeit, durch die einer natürlichen Gliederung Schwierigkeiten erwachsen. Die Zuweisung zu einer bestimmten Art wird oftmals dadurch erschwert, dass sich das Perianth im Laufe der Entwicklung verändert: es vergrössert sich zur Zeit der Fruchtreife, die Oberfläche verliert z. T. oder ganz die Skulpturierung, der mediane Rückenkiel und die Nervatur werden breit und flach und undeutlich; oder es tritt die umgekehrte Entwicklung ein, dass sich die Formen erst im Alter ausprägen.

Wenn einige neue Taxa eingeführt werden, so ist dadurch der Formenreichtum der Sect. *Ambrina* nicht erschöpft. Ich beabsichtige nicht, alle bisher beschriebenen Taxa kritisch zu besprechen; es geht mir vielmehr darum, die neuen Taxa den bisher bekannten beizuordnen.

2. *Ch. retusum* (Juss. ex Moq.) Moq. in DC. Prodr. 13, 2:73 (1849); Giusti in Cabrera, Fl. Prov. B. Aires 3:116, fig. 37 (1967).
Ch. ambrosioides L. ssp. *retusum* Aellen in Rep. spec. nov. 26:38 (1929); Aellen and Just in Am. Midl. Nat. 30, 1:51 (1943).
Ambrina retusa (Juss. ex Moq.) Moq., *Chenop.* enumer. 38 (1840).
Ch. obovatum (Moq.) Moq. in DC. Prodr. 13, 2 : 73 (1849).
Ch ambrosioides L. ssp. *obovatum* (Moq.) Aellen in Rep. spec. nov. 26 : 28 (1929).
Ambrina obovata Moq., *Chenop.* enumer. 40 (1840).
Verbreitung: Argentinien, Uruguay, Brasilien.

3. *Ch. venturii* (Aellen) Aellen ex Worosch. Journ. Bot. URSS 27, 3/4 : 45/1942: Cabrera in Rev. Invest. Agric. B. Aires 11 : 384 (1958) in adnot.
Ch. ambrosioides L. ssp. *Venturii* Aellen in Aellen and Just, in Am. Midl. Nat. 30, 1 : 51 (Juli 1943); Aellen in Rev. sudam. Bot. 7, 6/7 : 262 (August 1943) in adnot.
Typus: Argentina: Tucuman: 2 Cuestas, 2400 m, S. Venturi nr. 4435 (US).
Argentinien: Tucuman: En los alrededores de la ciudad de Tucuman, 1872, Hieronymus et Lorentz (Herb. Aellen); La Cienega, Sierra de Tucuman, 1874, Hieronymus et Lorentz nr. 718 (Herb. Aellen):
1912. Rodriguez nr. 326 (BA); Cuesta de la Puerta de Piedra, Sierra Velasco, 1879, Hieronymus et Niederlein nr. 51. (Herb. Aellen).
Verbreitung: Argentinien

4. **Ch. sooianum** Aellen spec. nov.

Herba annua vel perennans. Caulis glanduloso-pilosus. Folia 3—6 cm longa, 0,5—1 cm lata, lanceolata, inferiora dentibus paucis, inaequalibus, acutis, lobiformibus provisa; superiora minute argute dentata. Inflorescentia ± terminalis, racemum laxum formans, ramis plerumque simplicibus erectis. Flores singuli. Perianthium demum albido-brunnescens, crassitudine altius, 1,2—1,5 mm altum. Perianthii segmenta convexa, obtuse carinata indistincta fere evanescens, prope basiu late torosa, glabrescentia. Semen diametro maximo 0,9—1,2 mm, subglobosum, nigrum, superficie manifeste serpentino-sulcatum et minute leviter suborbiculatum.

Pflanze ein- oder mehrjährig, am Grunde verholzt, ca. 80 cm hoch. Stengel aufrecht, mit kurzen Drüsenhaaren, an der Spitze ± wollhaarig. Blätter 3—6 cm lang, 0,5—1 cm breit, lanzettlich, die unteren mit wenigen, ungleichen, spitzen, lappenartigen Zähnen, die oberen in gleichen Abständen (meist gegenständig) fein und scharf gezähnt, auf der Unterseite drüsig oder kahl, der Rand verdickt oder nach unten umgelegt; auch der Mittelnerv auf der Blattunterseite verdickt. Blütenstand ± endständig, eine schlanke Rispe bildend, die Aeste meist unverzweigt, spitzwinkelig aufrecht. Blüten einzeln, mit kleinen, schuppenartigen Vorblättern. Perianth anfänglich grün, später weisslich-bräunlich, höher als breit, 1,2—1,5 mm hoch, Zipfel gewölbt, stumpf gekielt, die Netznervatur grob, undeutlich, fast verschwindend, an der Basis breitwulstig verkahlend oder kahl. Filamente breit bandförmig; Antheren 1/4 mm breit. Frucht waagrecht; Perikarp hellhäutig, haftend, reichdrüsig. Same 0,9—1,2 mm, im grössten Durchmesser, schwarz, fast kugelig, Oberfläche rillig, mit deutlichen Schlangenlinien und zahlreichen kleinen, flachen Narben-Gruben. Narben kurz, pfriemlich-fadenförmig, weiss.

Typus: Prov. de Cordoba, Dep. de las Llinas; Cerro de Orcusu, 1876, HIERONYMUS (Herb. AELLEN).

Argentinien: Cuesta del Cerro (n. w. von San Javier), Sierra Achala de Cordoba. 1876, Hieronymus nr. 533. (Herb. AELLEN). Verbreitung: Argentinien.

5. *Ch. querciforme* Murr in Magy. Bot. Lap. 3 : 37 (1904), tabl. 1. fig. 1. — WOROSCHILOV in Jour. Bot. URSS 27, 3—4: 45 (1942).
Ch. ambrosioides L. ssp. *chilense* (Schrad.) var. *querciforme* Aellen in Rep. spec. nov. 26 : 37 (1929);
Typus: Bolivia: Vic. la Paz, 3330 m, 1889, M. Bang (pl. Boliv. nr. 52 in Herb. MURR (AELLEN).
Verbreitung: Bolivien, Peru.

6. **Ch. zoellneri** Aellen spec. nov.

Annum, 10—20 cm altum, ramis basalibus longiusculis deflexo-ascendentibus, superioribus erecto-patentibus; rami longe articulato-pilosi. Folia usque

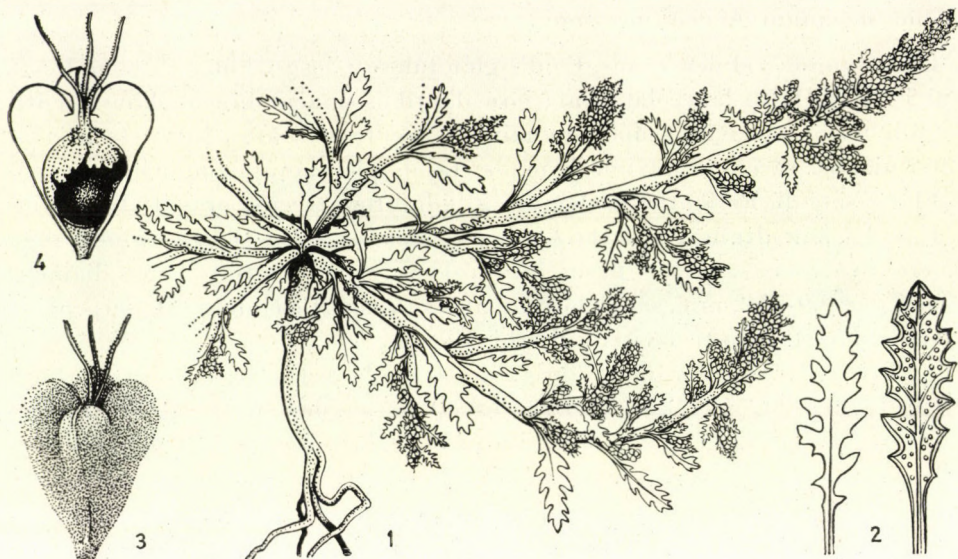



Abb. 1a

A Chenopodium zoellneri AELLEN

1. Habitus (1 : 1).
2. Ober- und Unterseite eines Blattes (2 : 1).
3. Blüte (20×).
4. Längsschnitt durch eine Blüte (20×).

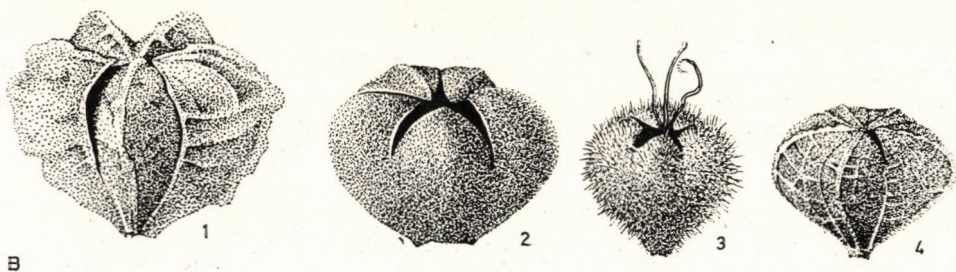



Abb. 1b

B Blüten von

1. *Chenopodium venturii* AELLEN (35×).
2. *Ch. burkartii* AELLEN (30×).
3. *Ch. minuatum* AELLEN (40×).
4. *Ch. ambrosioides* L. var. *ambrosioides* [30×).

ad 4 cm longa, petiolo 1,5 cm longo incluso, usque ad 1 cm lata, irregulariter sinuato-lobata, lobis simplicibus vel iterum lobatis, subtus pilis glanduliferis et englandulosis obsita. Flores numerosi in glomerulos densos, sessilis, globosos, axillares congesti; florum glomeruli per totam plantam dispersi. Perianthium usque ad 1,5 mm longum, basin versus cuneato-attenuatum,

antice rotundatum, subcucullatum; segmenta 4 (-5), tota fere longitudine vel per tertiam partem inferiorem connate, sine nervis distinctis, in parte anteriore partim crasse toroso-carinata, tenuiter membranacea. Stamina 1—3, lata; antherae 0,1 mm longae. Pericarpium membranaceum, liberum Stylus nullus, stigmata 2—3 longa, filiformia. Semen verticale 0,9 mm longum, elliptico-ovatum, margine rotundatum, pallide brunneum laeve.

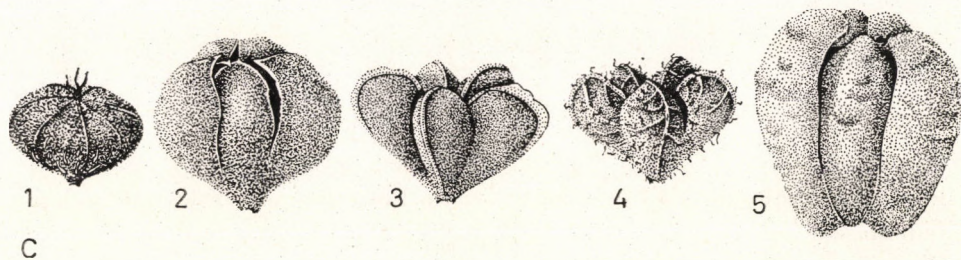



Abb. 1c

C Blüten von
1. *Chenopodium anthelminticum* L. (30×).
2. *Ch. querciforme* MURR (30×).
3. *Ch. ambrosioides* L. var. *costei* AELLEN (30×).
4. *Ch. chilense* SCHRAD, (20×).
5. *Ch. sooianum* AELLEN (35×).

Einjährige, 10—20 cm hoch, an der Basis mit einigen längeren, niederliegend-aufsteigenden Aesten, sonst aufrecht-abstehend verzweigt; Aeste mit langen Gliederhaaren. Blätter bis 4 cm lang (ncl. bis 1,5 cm langem Blattstiel), bis 1 cm breit, im Umriss elliptisch, unregelmässig buchtig-gelappt, Lappen breit, einfach oder wieder gelappt, auf der Unterseite mit Drüsenhaaren oder drüssenlosen Haaren, auf den Nerven mit zerstreuten, langen Gliederhaaren. Blüten zahlreich, in dichten, kugeligen, sitzenden blattwinkelständigen Knäueln, über die ganze Pflanze zerstreut. Perianth bis 11/2 mm hoch, gegen die Basis keilförmig verschmälert, vorn abgerundet, etwas haubenförmig; Segmente 4 (selten 3 oder 5), ganz oder wenigstens bis zu 1/3 verwachsen, ohne deutliche Nerven, im Vorderteil z. Teil mit starkem, wulstigem Kiel, dünnhäutig. Staubfäden 1—3; Filamente breit; Antheren 1/10 mm lang. Perikarp häutig, frei. Griffel fehlend; Narben 2—3, lang fadenförmig. Same aufrecht, im grössten Durchmesser 0,9 mm lang, Elliptisch-oval, am Rande abgerundet, hellbraun, glatt.

Typus: Chile: Prov. Santiago: Im Marga-Marga-Tal bei Quilpué, im sandigen Flussbett, 1968, O. ZÖLLNER nr. 2256 (Herb. AELLEN; Isotypus: Herb. ZÖLLNER); Prov. Santiago: At Aculeo lake, very common on place, May 1971, Troncoso nr. 2. (Herb. TRONCOSO, AELLEN). Prov. Aconcagua: The Golf course, Vina de Mar, 33° lat. s., 100 ms. m., 1956, HJERTING et RAHN nr. 559 (C). Verbreitung: Chile.

Eine eigenartige Pflanze die durch die Form des Perianths und die Vierzahl der Segmente auffällt. Die Pflanze, die A. TRONCOSO sammelte, ist von aufrechtem Wuchs (wie auch die von mir gezüchteten Examplare aus nr. 2256). Die Lappen der Blätter können zahnartig werden.

Ich benenne diese Art nach Herrn OTTO ZÖLLNER in Quilpué, der mich seit manchen Jahren mit den Kostbarkeiten aus seiner Forschertätigkeit beschenkt.

7. **Ch. minuatum** Aellen spc. nov.

Herba annua, c. 30 cm alta, omnino minute disperse pilosa, tota longitudine foliata. Folia 1—2 (—3) cm longa, 1,8—2,2, cm lata, anguste elliptica usque elliptica, utrinque obtusa latepinnatilobata. Flores in inflorescentias aphyllas ± dichasiales dispositi, globose-depressi (in floribus horizontalibus provis) vel paulo altiores (in floribus fructibus verticalibus provisis). Perianthium minutum, 0,7 mm diametro pilis brevibus patentibus obsitum; segmenta per 2/3 connata. Pericarpium tenuiter membranaceum, fragile. Semen 0,5 mm diametro, superficie glabra.

Pflanze einjährig, ca. 30 cm hoch, am Grunde mit ausgebreiteten Aesten, in allen Teilen zierlich, zerstreut behaart, bis zur Spitze beblättert. Blätter 1—2 (—3) cm lang, 1,8—2,2 cm breit, im Umriss schmalelliptisch bis elliptisch, beiderseits mit meist 2—4 stumpfen, breiten Fiederlappen, in den ca. 2 mm langen Blattstiel verschmälert. Blüten in kurzen, den Blattstiele kaum überragenden, unbeblätterten, ± dichasialen Infloreszenzen, kugelig-niedergedrückt (mit horizontalen Samen) oder etwas höher (mit aufrechten Samen). Perianth klein, 0,7 mm im Durchmesser, dicht mit kurzen, abstehenden Haaren bedeckt (Haare gegliedert, z. T. mit Drüsenköpfchen); Zipfel zu 2/3 verwachsen, der freie Teil dreieckig-abgerundet, mit spitzer oder runder Bucht, auf dem Rücken flach oder schwach gewölbt, an der Basis keilförmig verschmälert, z. T. kurz gestielt. Frucht senkrecht oder waagrecht. Perikarp dünnhäutig, zerbrechlich, frei. Narbe 2, fadenförmig. Antheren rundlich, 0,1 mm breit. Same 0,5 mm in Durchmesser, niedergedrückt-kugelig, am Rande scharf gekielt, dunkelrotbraun; Testa durchscheinend, glatt.

Typus: Rio de Janeiro, A. GLAZIOU nr. 11435 (Herb. AELLEN)
Verbreitung: Brazilien.

8. *Ch. anthelminticum* L., Spec. plant. 1 : 219 (1753); Woroschilov in Journ. Bot. URSS 27, 3—4 : 46 (1942); AELLEN in HEGI, Ill. Fl. Mittel-Eur. 3/2, 2 : 592, fig. 264 (1960); Soó in Syn. syst.-geobot. Fl. Veget. Hung. 4 : 382 (1970).

Ch. ambrosioides L. var. *anthelminticum* A. Gray in Man. Bot., ed. 2 : 364 (1856).

Ch. ambrosioides L. subspec. *eu-ambrosioides* Aellen var. *anthelminticum*

Aellen in Rep. spec. nov. 26 : 35 (1929); in Rev. sudamer. Bot. 7, 6/8: 263 (1943).

Hauptverbreitungsgebiet: Mittlere, östliche und südliche Staaten der USA, Zentralamerika, Grosse Antillen. Angenäherte Formen finden sich im östlichen Südamerika (Brasilien Argentinien).

Ch. anthelminticum ist eine gute, eigene Spezies und nicht ein infraspezifisches Taxum von *Ch. ambrosioides*. Es tritt allerdings in typischer Ausbildung wenig häufig auf. In AELLEN (1960) sind die beiden Arten in einer Abbildung einandergegenübergestellt und ihre morphologischen Eigenheiten besprochen. 2 : 64; bei allen andern bis jetzt ausgezählten Taxa der *Ch. ambrosioides*-Gruppe beträgt 2n: 16, 32 oder 48.

9. *Ch. chilense* Schrad. in Ind. Semin. Hort. Götting. 2 (1832); AELLEN (1960 : 595).

Ch. ambrosioides L. var *chilense* Speg. in Antal. mus. nac. B.-Aires 7, 2 : 137 (1902).

Ch. ambrosioides L. ssp. *chilense* Aellen var. *eu-chilense* Aellen in Rep. spec. nov. 26 : 36 (1939).

Die Art ist im westlichen Südamerika beheimatet (Chile, Bolivien, Peru, Argentinien), eingebürgert im nördlichen Kalifornien. Sie zeigt sich sehr vielgestaltig, und ihre Abgrenzung gegenüber *Ch. ambrosioides* bereitet oftmals Schwierigkeiten.

10. *Ch. tomentosum* Pet.-Thou, Fl. Tristan d'Acugna p. 38 (1811); AELLEN in Rep. spec. nov. 26 : 35 (1929); WOROSCHILOV in Jour. Bot. URSS 27: 44 (1942).

Endemisch auf der Inselgruppe Tristan-da Conha)

11. *Ch. ambrosioides* L. Spec. Plant. 1 : 219 (1753); WOROSCHILOV in Jour. Bot. URSS 27, 3—4: 43 (1942); Soó in Syn. syst.-geob. Fl. Fl. Hung. 4 : 382 (1970). AELLEN in HEGI, Ill. Fl. Mittel-Eur. 3/2, 2 : 588 (1960).

11a. Var. *ambrosioides* — *Ch. ambrosioides* L., Sp. pl. 1 : 219 (1753). *Ch. ambrosioides* L. subsp. *eu-ambrosioides* Aellen var. *typicum* (Speg.). Aellen f. *genuinum* (Willk.) Aellen in Rep. spec. nov. 26 : 34 1929) und AELLEN und JUST in Am. Midl. Nat. 30, 1 : 52 (1943) mit einigen Formen.

Der Basisform von *Ch. ambrosioides* ist es vor allem gelungen, in den wärmeren Zonen dauernd Fuss zu fassen und in einer erstaunlichen Formenfülle aufzutreten.

WOROSCHILOV (1942) hat dem *Ambrosioides*-Komplex eine neue Art und zwei neue Unterarten beigefügt; ich glaube jedoch, dass wir sie kaum höher als Varietäten bewerten können. Wir entnehmen seiner Arbeit:

11b. *Ch. integrifolium* Worosch., l. c.: 42, cum icon.: 41, AELLEN in HEGI, Ill. Fl. Mittel-Eur. 3/2, 2 : 596 (1960); Soó in Syn. syst.-Geob. Fl. Hung.

4 : 383 (1970). Vermutlich identisch mit *Ch. ambrosioides* L. var. *integrifolium* Fenzl in Mart., Fl. Bras. 5, 1 : 146 (1864).

Typus des WOROSCHILOV'schen Taxon: Hungaria, Kalocsa in pago Foktő, 17.9. 1875, S. I. MENYHÁRTH (LE).

Verbreitung (nach WOROSCHILOV): Südeuropa, Mittel- und Nordamerika, Afrika, Australien.

WOROSCHILOVS Abbildung, die wir (AELLEN and JUST, 1943, p. 54) übernommen haben, stimmt genau mit der Abbildung von *Ch. ambrosioides* in den beiden Auflagen von HEGI überein.

Unter *Ch. integrifolium* Worosch. fügt der Autor an subsp. *ramosissimum* Worosch., l. c. : 43: Aellen et Just, Am. Midl. Nat. 30, 1 : 55 (1943): AELLEN in HEGI, Ill. Fl. Mittel-Eur. 3/2, 2 : 596 (1960).

Ch. ambrosioides L. var. *angustifolium* Moq. in DC. Prodr. 13, 2 : 73 (1849).

Aeste aufsteigend, die Spitzen des Stengels und der Aeste hinunundhergebogen. Blätter zart, ganzrandig, lanzettlich bis fast lineal, die der Blütenstände lang, spitz.

Typus: Central Madagascar, Maroharona pr. Tananarivo, 14.6 1880, J. M. HILDEBRAND (LE).

Verbreitung: Afrika, Südasien, Südamerika.

11c. var. *suffruticosum* (Willd.) Asch. et Graeb., Syn. Mittel-Eur. Fl. 5, 1 : 20 (1913).

Ch. suffruticosum Willd., Enum. Plant. hort. Berol. 1 : 289 (1809); WOROSCHILOV in Jour. Bot. URSS 27, 3—4 : 43 (1942); AELLEN and JUST in Am. Midl. Nat. 30, 1 : 55 (1943); AELLEN in HEGI, Ill. Fl. Mittel-Eur. 3/2, 2 : 595 (1960); Soó in Syn. syst.-geob Fl. Hung. 4 : 382 (1970).

Ch. ambrosioides L. subsp. *eu-ambrosioides* Aellen var. *suffruticosum* (Willd.) Aellen in Rep. spec. nov. 26 : 35 (1929).

Ch. suffruticosum wurde von den verschiedenen Autoren unterschiedlich aufgefasst bewertet. Es unterscheidet sich von *Ch. ambrosioides* durch die späte Blütezeit, eine stärkere Behaarung, tiefer gezähnte Blätter mit unterseits hervorragende Nerven und kleine Hochblätter. Unter günstigen Umständen entwickelt es eine kräftige Wurzel, die überwintert und in den folgenden Jahren wiederum Schosse treibt. Die folgende Unterart stellt WOROSCHILOV seinem *Ch. suffruticosum* unter:

subsp. *remotum* Worosch., l. c. : 44 (1942); AELLEN and JUST in Am. Midl. Nat. 30, 1 : 55 (1943): AELLEN in HEGI, Ill. Fl. Mittel-Eur. 3/2. 2 : 595 (1960).

Spätblühende, hohe Pflanze mit dicht weisswolligen Spitzen der Triebe. Blütenstände verkürzt, zart, Knäuel entfernt stehend. Tragblätter bis 2 cm lang.

Typus: Uruguay, Departemento Montevideo, Atahualpa, Casavalle, 6.1926, G. HERTER (LE).

11d. var. *spathulatum* (Sieber) Aellen.

Ch. spathulatum Sieber, Herb. Martinique nr. 92. (1825).

Ch. ambrosioides L. ssp. *eu-ambrosioides* Aellen var. *typicum* Aellen f. *spathulatum* Aellen in Rep. spec. nov. 26 : 43 (1929); AELLEN and JUST in Am. Midl. Nat. 30, 1 : 52 (1943).

Diese Form, die besonders häufig in Zentral-Amerika und den Antillen gesammelt wurde, erweckt oftmals den Eindruck einer teratologischen Bildung.

11e. var. **costei** Aellen var. nov.

Perianthium demum flavescenti-viride, disperse longipilosum, ficiforum (in floribus fructus verticales proferentibus) vel depressum (in floribus fructus horizontales proferentibus) et tum manifeste stellatum; perianthii segmenta dorso convexa, rotundata vel plerumque medio manifeste interdum anguste alato-carinata, ± glabra vel transverse rugosa, fructu laxe accumbentia.

Mittlere Stengelblätter elliptisch- bis lanzettlich-eiförmig, gezähnt. Blüten in mehrblütigen Knäueln, diese einzeln oder in geschlossenen Scheinährben, bei den unteren Knäueln einige Blütenzweige oft fehlend oder klein. Perianth gelblich-grün, zerstreut langhaarig, feigenförmig (bei den Blüten mit aufrechten Samen) oder niedergedrückt (bei den Blüten mit horizontalen Samen) und dann deutlich sternförmig mit kaputzenförmig gewölbten Zipfeln, diese mit deutlichem, z. Teil schmal-flügeligem Mittelkiel, locker um die Frucht gelegt. Same 0,8 mm im Durchmesser, unregelmässig narbig-grubig, mit Schlangenlinien.

Typus: Frankreich: Hérault: Bedarieux, bord de l'Orb, 23.10.1897, H. COSTE (Herb. Aellen); Indre- et-Loire: Tours, ruines, 21. 11. 1951, E. KAPP (Herb. AELLEN, angenähert).

In den Kulturen von ARNOLD MARTY im Botanischen Garten in Genf ist die Varietät im Jahre 1944 beobachtet worden.

*

Mit dieser Publikation möchte ich dem verehrten Jubilaren, Herrn Prof. Dr. v. Soó, meinen Dank abstatten für alle Anregungen, die ich im Laufe langer Jahre durch ihn und seine Arbeiten empfangen durfte!

Diese Arbeit ist ein Teil des Forschungsprogrammes, das ich mit Mitteln des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der Wissenschaften ausführen konnte.

Die Zeichnungen verdanke ich Herrn BERNARD STRAUCHEN (Zürich—Basel).

LITERATUR (gekürzt)

1. AELLEN, P. (1929): Beitrag zur Systematik der Chenopodium-Arten Amerikas, vorwiegend auf Grund der Sammlung des United States National Museum in Washington, D. C. in Rep. spec. nov. 26 : 31—64, 119—160.
2. AELLEN, P. (1943): Die Chenopodien von Uruguay in Revista sudam. Botanica **7**, 261—268.
3. AELLEN, P. (1960): In HEGI: Ill. Flora von Mitteleuropa. 3/2,2 : 588—596.
4. AELLEN, P.—JUST, TH. (1943): Key and Synopsis of the American Species of the Genus Chenopodium L. in The American Midland Naturalist. **30**, 47—76.
5. SOÓ, R. (1970): A magyar flóra és vegetáció rendszertani növényföldrajzi kézikönyve. IV. Synopsis systematico-geobotanica Florae Vegetationisque Hungariae IV. 382—383. Budapest.
6. WOROSCHILOV, W. N. (1942): Revision des espèces de Chenopodium de la section Ambrina (Spach) Hook. fil. Journ. Botanique de l'URSS **27**, 3—4, 33—47. Russisch mit französischem Résumé.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 13—21 (1973)

SOIL PROPERTIES AS AFFECTED BY TOPOGRAPHY IN DESERT WADIS

By

K. H. BATANOUNY

FACULTY OF SCIENCE, CAIRO UNIVERSITY EGYPT

(Received: January 1, 1973)

The present study was carried out in one of the wadis of the Egypto-Arabian desert, namely wadi Hof near Helwan. The site studied is a part of the wadi, with numerous terraces and an irregular topography. Changes in the topography lead to the differentiation of a number of microhabitats spaced few metres apart. Each of them has its peculiar environmental conditions and plant cover. The soil properties, especially texture and depth, play and important role in the plant life of the desert. This is mainly through their controlling effect on the amount and availability of the water supply. It has been shown that the soil properties vary widely in the different microhabitats. Such variation is referred to the topographic irregularities in the wadi. The physiographic features in a desert wadi, through their effect on the soil properties and in turn on the water resources, are the major factors affecting the distribution of the plant communities.

Introduction

The Egypto-Arabian desert, lying between the Nile and the Red Sea, is a highland dissected by numerous wadis running eastward to the Red Sea or westward to the Nile valley. The term "wadi" designates a dried water course in the desert and it comprises a main channel and a number of tributaries which receive runoff water from the branched affluents. The topographic irregularities in a desert wadi lead to the differentiation of numerous microhabitats. These microhabitats vary widely with regard to their plant cover (ABDEL RAHMAN and BATANOUNY, 1965), microclimatic conditions (ABDEL RAHMAN and BATANOUNY, 1966), water resources and soil properties.

In the area studied, the average annual rainfall is 31 mm and characterised by irregularity and variability. Heavy, but sporadic storms, usually of the thunderstorm type, may occur at intervals and cause flood. Due to the unevenness of the land surface in the wadi, the different microhabitats receive unequal amounts of rainfall water. In each microhabitat, the amount, availability and continuity of the water supply are controlled by the soil properties. The present investigation was conducted to study the effect of the topographic irregularities on the soil properties in one of the desert wadis.

Topographic features in the wadi

The area under study is a part of wadi Hof, a deep valley in the limestone of the Middle Eocene. It joins the Nile valley at about 20 km south of Cairo and extends for a distance of about 15 km in the wnw-ESE direction. The

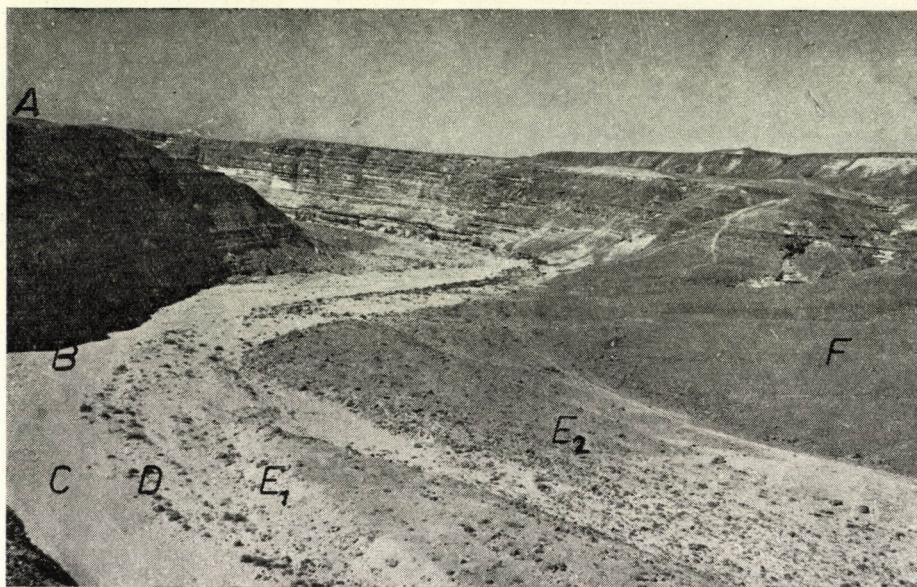



Fig. 1. A view showing the different microhabitats in the wadi: A. Plateau, B. Shaded microhabitat, C. Wadi bed proper, D. First terrace, E_1. Second terrace "A", E_2. Second terrace "B" and F. Slope

wadi is fed by three main branches and numerous small affluents and ravines. In certain places, the wadi is very deep and bordered by steep slopes or nearly vertical cliffs due to the effect of arid denudation and periodic rainfall on the limestone plateau. Both the main wadi and the long branches follow a winding course with numerous meanders. On the outher curve of the bend the slope is very steep, a bank cutting, while it is gentle with silt, sand and gravel deposits on the inner one. In some parts of the wadi, one can observe the formation of waterpools and depressions at the foot of waterfalls. Undercuttings by the back-splash of water are also frequent. These undercuttings are of a special interest in the present investigation as they form the shaded microhabitat in the wadi.

At the junction of the wadi with others, a number of small escarpments form abrupt steps giving rise to waterfalls of appreciable influence. At the junction of the main wadi with ravines, the ground surface is rugged with boulders and blocks. Normally, the bed of an affluent has a greater slope than that of the main wadi with fragments having fine deposits among them. The

wide course of the main channel is covered with water-borne alluvial deposits and gravels. The fine deposits reach the deepest level in the wadi, while the large gravels and boulders are trapped on the sides before reaching the main channel. This leads to the formation of well defined steps or terraces bordering the wadi side, particularly on the inner curve of any meander.

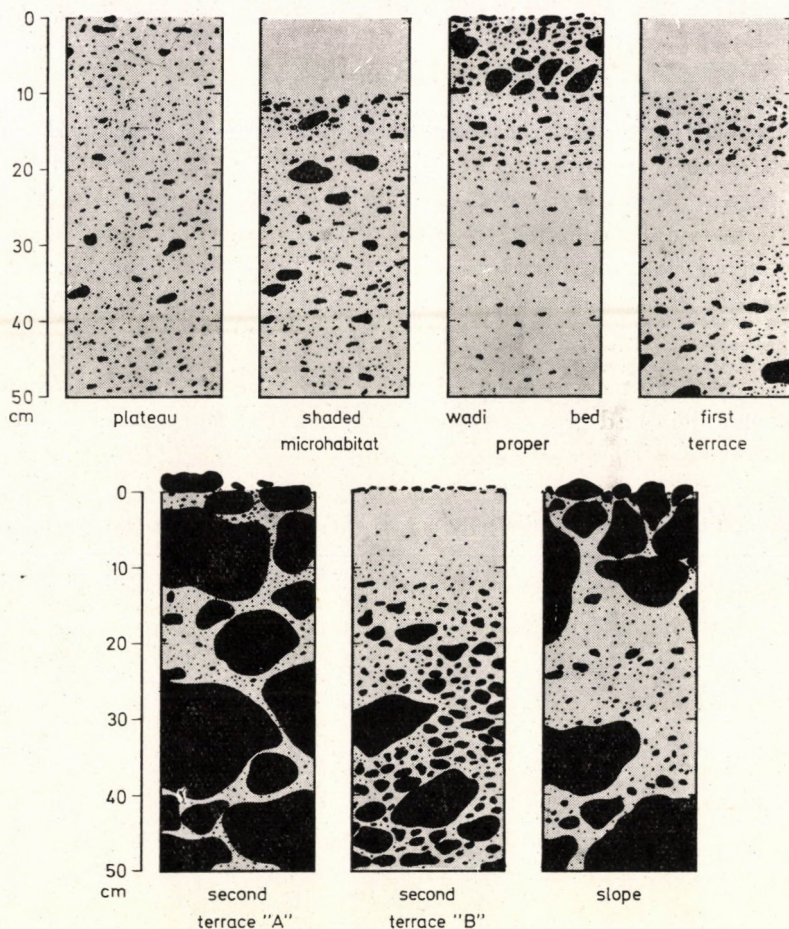



Fig. 2. Soil profiles in the different microhabitats in the wadi

The site studied

The site studied is a part of wadi Hof running in a north-southerly direction, in addition to an area on the plateau. Fig. 1 shows a general view of the different microhabitats in the wadi. On the plateau, the area studied microhabitat A6 is a waterway covered with fine deposits and it supports an

open plant cover. It represents a marked microhabitat of the barren eroded plateau. The wadi bed, occupying the area between the vertical cliff on the outher curve and the slope on the inner curve, represents five other microhabitats different from the plateau with regard to their atmospheric and edaphic conditions. These five "bed" microhabitats are: the shaded microhabitat (B), the wadi bed proper (C), the first terrace (D), the second terrace (E_1 and E_2 the and slope (F).

Results and discussion

Soil profiles in the different microhabitats were investigated and schematic diagrams for these profiles drawn to scale (Fig 2). Granulometric analysis, soil moisture content determinations and total soluble salts estimations were conducted on samples collected from the different microhabitats. The obtained data are shown in table 1. The results of study are given below.

1. *The plateau*

The open plateau is covered with a mixture of fragments varying in size from boulders and gravels to fine material. The fine material is removed

Table 1

Mechanical analysis and the total soluble salts of the soil in the different microhabitats

Microhabitat	Depth (cm)	Mechnical analysis			Total soluble salts (% dry wt. soil)
		Percentage of fraction			
		Coarse sand	Fine sand	Silt and Clay	
Plateau	0—25	54.1	40.1	5.8	0.30
	25—50	79.9	16.5	3.6	0.22
Shaded microhabit	0—25	47.6	30.4	22.0	0.32
	25—50	58.8	28.5	12.7	0.30
Wadi bed proper	0—25	87.4	9.6	3.0	0.04
	25—50	78.5	18.2	3.3	0.28
First terrace	0—25	59.3	28.0	12.7	0.09
	25—50	42.7	39.3	18.0	0.06
Second Terrace "A"	0—25	79.5	15.5	5.0	1.25
	25—50	93.2	3.5	3.3	0.35
Second Terrace "B"	0—25	66.9	29.6	3.5	2.50
	25—50	83.9	8.1	8.0	0.70
Slope	0—25	37.4	53.6	9.0	4.70
	25—50	45.0	50.0	5.0	5.50

through water transportation, to low levels. The gravel left consists of angular fragments, forming a closely strewn cover that protects the underlying material from further transportation. The surface may be flat or undulating, with piles and heaps of coarse fragments overlying a finer material. Waterways are formed from runoff water and become organized into wider ones. The beds of these waterways are covered with layers of coarse and fine sand, with a small proportion of silt and clay (Table 1). They have an appreciable depth and offer ample room for perennials to grow. The homogeneity of the soil profile in this microhabitat affects the distribution of the moisture at the different depths. The coarse-textured soil allows the easy percolation of the water to deep layers.

2. *The wadi bed*

The soil of the wadi bed is mainly composed of transported rock waste varying in texture from clay and fine silt to gravel and boulders. Texture and depth of the soil depends on the transporting capacity of the water flooding down the wadi, which depends on the topographic irregularities.

a) The shaded microhabitat

Fine deposits are accumulated on the surface of the soil in this microhabitat (Fig. 2). The soil profile shows definite layering with respect to texture. The highest proportion of silt and clay is recorded in the upper layer in this microhabitat (Table 1). Due to the high water holding capacity of this fine soil and the favourable climatic conditions (ABDEL RAHMAN and BATANOUNY, 1966), this microhabitat affords the best chance for plant growth compared with the other microhabitats.

b) Wadi bed proper

The soil in this microhabitat is coarser in texture than along the sides of the main channel bordering it directly. This is due to torrent water driving away the fine deposits may move downward with percolating water of the deeply seated layers. Fig. 2. shows the profile in this microhabitat, with large pebbles scattered through the whole profile. The coarse-textured upper layers, with the lowest clay and silt contents (Table 1), permit the movement of fine material to the deep layers. As evident from Fig. 1 and 3, this habitat is devoid of plant cover. Owing to this fact, the soil moisture is maintained at a relatively higher level in the deep layers, within a narrow range of variation, than in the other microhabitats. The dry uppermost layer, being coarse-textured, protects the underlying layers from excessive evaporation. Percolation of water to deep layers is easy and there is no further loss due to evaporation or absorption by roots since this microhabitat supports nearly no vegetation.

c) First terrace

It is a belt of fine sand and silt accumulations, 2—4 m wide. This elevated terrace may be removed at the junction of the main channel with its tributaries, because runoff water removes fine deposits, leaving behind larger

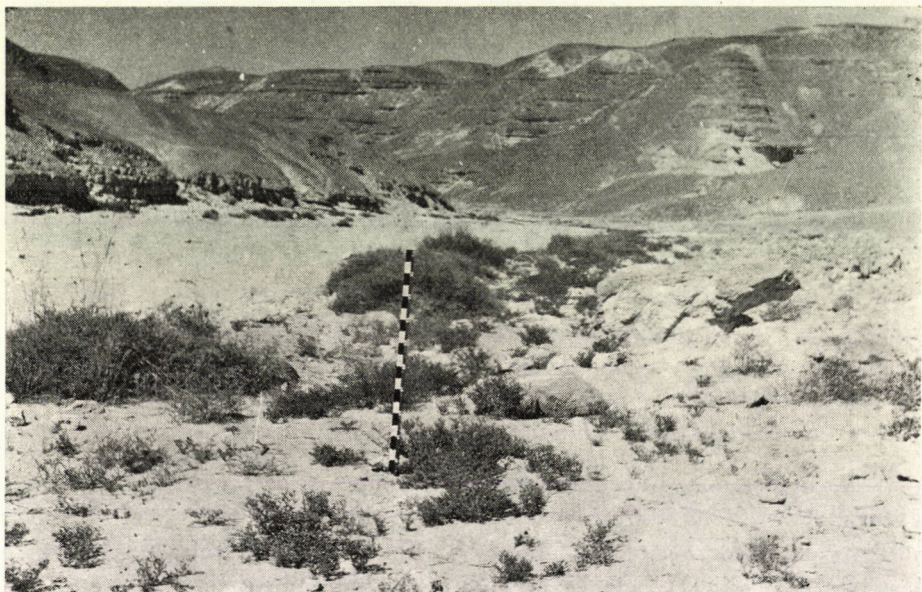



Fig. 3. A photo showing the first terrace of the wadi with dense vegetation composed of *Pennisetum dichotomum, Zilla spinosa* and *Zygophyllum coccineum.* Note the barren wadi bed proper

fragments and heavy boulders. At any meander, the fine accumulations disappear on the outer curve. Heavy floods have the power to sweep away such accumulations. This microhabitat is actually the most important one as far as the plant cover is concerned; it supports a relatively rich vegetation (Fig. 3).

The upper layer contains a high proportion of fine material (Table 1 and Fig. 2). Evident stratification of the soil is clear from Fig. 2, as a result of the varying efficiency of the flood streams to transport the soil material. The soil thickness varies in the different parts of the first terrace, consequently the dominant species and the plant cover change considerably (cf. BATANOUNY, 1972).

d) Second terrace

This microhabitat is slightly more elevated than the first terrace, as regards the local topography, hence it is rarely swept by floods resulting in

considerable aridity and high salt content (Table 1). The soil in the second terrace is completely different in texture and structure from that in the first terrace (Fig, 2). The second terrace consists of two different microhabitats; one adjacent to the first terrace (second terrace "A") and the other near the slope (second terrace "B"). The former has large stones and blocks on the soil

Fig. 4. A photo showing the second terrace "A" with stones on the surface and sparse vegetation mainly of scattered individuals of *Zygophyllum coccineum*

surface and through the profile. It supports only a very scanty plant cover (Fig. 4). The latter microhabitat has surface fragments and small pebbles. It supports no vegetation except in very narrow waterways.

The lower part of the second terrace (second terrace "A") is sloping gently towards the main channel of the wadi bed. The small amount of soil trapped among the large stones is coarse-textured (Table 1). Due to these features, the soil moisture content is low at the various depths. Such low values of the moisture content and the relatively high salt content in this microhabitat affect the plants groving in this habitat. The few individuals of *Zygophyllum coccineum* growing therein are stunted when compared with those growing in the first terrace. ***Reamuria hirtella***; a plant with salt glands and adapted to dry saline habitats grows in this microhabitat. It is to be noted that some common plants of the first terrace, as ***Zilla spinosa***, do not grow in the second terrace.

The slightly elevated part of the second terrace, namely second terrace "B", is covered with angular fragments adhering to each other and underlaid with

a thin layer (5 cm) of compact fine particles (Fig.2). The relatively impervious upper layer affects the amount of water percolating to the deeper layers. For this reason, the moisture content is maintained at a low level. The upper layer contains a high amount of total soluble salts (Table 1). Low water con-

Fig. 5. A photo showing the slope with fragments and blocks. Note that this microhabitat is devoid of plant cover

tent, compact soil surface and high soluble salts are reasons for this microhabitat being barren, without any plant cover except in very narrow waterways.

e) The slope

This microhabitat represents a site with a completely different aspect; being covered with mostly angular, dark coloured blocks of variable sizes (Figs 2 & 5). The material transported from high levels on the plateau lodge among the angular stones. This material is fine and has a highwater holding capacity. The highest soluble salts content among all microhabitats is recorded in this microhabitat (5.5%). During the wet season, the soil solution in the upper layer is diluted. This allows the germination and establishment of ephemerals as *Zygophyllum simplex* and *Anastatica hierochuntica*. Generally, the change for plant growth on the slopes depends on the exposure and degree of slope.

REFERENCES

1. ABDEL RAHMAN, A. A.—BATANOUNY, K. H. (1965): Vegetation and root distribution of plants in the different microhabitats of wadi Hof. Bull. Inst. Désert d'Egypte. **15,** 54—66.
2. ABDEL RAHMAN, A. A.—BATANOUNY, K. H. (1966): Microclimatic conditions in wadi Hof. Bull. soc. Géog. d'Egypte. **39,** 137—153.
3. BATANOUNY, K. H. (—1972): Habitat features and vegetation in deserts and semi-deserts in Egypt. Vegetatio (in press).

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 23—35 (1973)

LA PELOUSE A FESTUCA ESKIA EN PYRÉNÉES CENTRALES ET ORIENTALES: ESQUISSE TAXINOMIQUE ET ÉCOLOGIQUE

Par

A. Baudiere[1], A. Geslot[2], Cl. Chiglione[3], R. Negre[4]

(Reçu: le 1er Janvier, 1973)

Festuca eskia Ram., a climatic species of the Pyrenean Sub-alpine level, in reality actually consists of different types. One of them is characteristic of the geomorphogenic periglacial hill-sides, the other is characteristic of the biostasic habitats. The same is valid as regards the two types of *Trifolium alpinum.* Among identical conditions *Campanula ficarioides* opposes *C. recta.* As regards *Festuca paniculata,* it is related to another type of *Trifolium alpinum* on the Sub-alpine, high, cryoclastic hill-sides, while on the biostasic habitats it is related to *Campanula precatoria.* Therefore, the dynamics of the hill-sides remarkably indicates the speciation of the taxa, which are different both as regards their morphology, and their chemistry, that is their total amino-acid content, and proline in particular.

Lors du récent colloque interdisciplinaire sur les milieux naturels supra-forestiers des montagnes du bassin méditerranéen occidental (Perpignan, Février 1972), des divergences interprétatives assez nettes s'étaient manifestées entre deux d'entre nous (A. B. et R. N.) sur la signification qu'il convenait de donner aux groupements pyrénéens à *Festuca eskia.*

A l'issu d'une assez longue discussion, nous nous étions séparés en maintenant non points de vue respectifs, mais en nous posant une question commune: «Qu'est ce que *Festuca eskia?*» et en convenant de nous retrouver sur le terrain pour tenter de saisir les raisons de cette opposition.

Une première série d'excursions menées en commun du 3 au 11 Août 1972 dans les Pyrénées orientales (haute vallée de l'Ariège, massifs du Cambre d'Aze, de Carança, du Puigmal, Serre de Maury) et centrales (Hautes vallées du Lis, du Louron, d'Oueil, de la Pique) permettait, à défaut de tout comprendre sur le problème du « Gispet », de mieux saisir la complexité de comportement d'un groupe de taxons que nous rapportions jusqu'ici, à la suite des auteurs, à *Festuca eskia* Ramond. Sur le terrain, il est très facile en effet de confondre sous ce terme deux et même trois catégories de végétaux et il n'est pas exclu de penser que quelques erreurs se soient glissées dans la litterature. Ce sont:

1°) des plantes qui forment des guirlandes ou des gradins en soulane et dont la détermination par toutes les flores usuelles conduit à la dénomination *F. eskia* Ramond:

2°) des plantes qui constituent des pelouses denses situées au voisinage et de part et d'autre des limites supérieures forestières et dont la détermination par les flores conduit encore sans ambiguité à *F. eskia* Ramond:

3°) des plantes pyrénéennes de haute pelouse qu'une dénomination hâtive conduit à appeler *Festuca eskia,* tant la ressemblance physionomique avec cette dernière est grande, mais qu'une observation attentive permet de rapporter à la sous espèce *nevadensis* de *F. rubra.*

[1] Laboratoire de Botanique méditerrane et pyrénéo-alpine, CSU Perpignan
[2] Laboratoire de Taxinomie et d'Ecologie végétales, Faculté des Sciences—Marseille
[3] Laboratoire de Chimie organique, Faculté de Pharmacie — Marseille
[4] Laboratoire de Taxinomie et d'Ecologie végétales, Faculté des Sciences—Marseille

Délaissant provisoirement cette dernière fétuque, nous ne nous sommes intéressés qu'aux deux précédentes.

Les relevés méthodiques réalisés montrèrent rapidement que non seulement le gispet, mais aussi les campanules et *Trifolium alpinum* L. prenaient des allures vraiment très différentes suivant les groupements qu'ils habitaient.

Pour les divers taxons, des prélèvements furent systématiquement effectués et numérotés sur l'emplacement de tous les relevés de végétation; plusieurs donnèrent lieu à des fixations. Les campanules pyrénéennes ayant déjà fait l'objet d'études (A. Geslot, 1972), il n'a pas été nécessaire d'en prélever de nombreux exemplaires pour chaque population: les échantillons ont été déterminés par référence aux collections et aux cultures personnelles. Il n'en a pas été de même pour les fétuques et pour les trèfles où les études biomètriques ont porté sur le plus grand nombre possible d'individus de chaque population (20 pour les trèfles, 16 pour les fétuques).

Les récoltes ont été analysées par deux d'entre nous (A.G. et R.N.), travaillant séparément, sans qu'ils aient d'autres indications que le numéro de récolte.

Les caractères retenus pour distinguer les types de gispet ont essentiellement trait à l'inflorescence, accessoirement aux feuilles: pour les trèfles, tous ces paramètres interviennent au même titrel. Les caractères de l'inflorescence doivent toujours être observés sur des plantes arrivées à pleine anthèse, sur la 3ème feuille adulte de l'année pour les graminées, la 4ème pour les trèfles à partir de la base. Les hampes des trèfles sont mesurées au-dessus de la dernière stipule.

Les résultats de l'examen individuel, consignés d'abord sur des fiches, ont ensuite été, pour chaque espèce, reportés sur un tableau synthétique. Les valeurs indiquées sont les extrêmes, précédées ou suivies entre paranthèses, lorsque c'est nécessaire, des valeurs aberrantes; les moyennes arithmétiques portant sur toutes les valeurs sont également indiquées.

La confrontation des tableaux à permis d'individualiser des groupes. A ce moment seulement les lieux de prélèvements des échantillons ont été notés en regard des numéros respectifs et les corrélations sociologiques et écologiques recherchées.

Seules sont données ici quelques indications générales permettant de dégager les lignes directrices de recherche; les résultats détaillés des études anatomiques, caryologiques, écologiques, prendront place dans des travaux ultérieurs.

Taxinomie

L'analyse morphologique conduit à distinguer deux types de gispet, trois de campanules, quatre de trèfles, tous bien tranchés.

I. 1. Festuca eskia

Les types de gispet, qui bien entendu, répondent à la diagnose générale de l'espèce et à l'acception des floristes actuels, se distinguent l'un de l'autre par les caractères suivants:

Type 1 — Troisième feuille de l'année entièrement glabre extérieurement, y compris sur la gaine: hampe entièrement lisse sous la première ramification: rachis principal de l'inflorescence à section triangulaire lisse ou à peine scabriuscule sur les angles, les faces étant déprimées et lisses; rachis secondaire à section triangulaire, lâchement et courtement scabre aux angles, lisse sur les faces planes; glumes toujours mutiques, entièrement glabres et lisses (ou à peine scabriuscules sur le dos et le bord supérieur); glumelles à dos, nervure dorsale et bord supérieur généralement glabres ou éparsement scabriuscules, mutiques ou munies, sur une ou trois fleurs par épillet, d'une arête ne dépassant pas 0.3 mm et à peine scabridule.

Type 2 — Troisème feuille de l'année entièrement tomenteuse scabre extérieurement, y compris les gaines; hampe scabre sous la première ramification; rachis principal de section ronde ou, au plus, subtriangulaire, mais alors à faces convexes fortement scabres; glumes scabriuscules sur le dos et les

Tableau 1

Acides aminés du gispet et du trèfle alpin

	Fétuques		Trèfles	
types	2	1	1	2
N° de l'échantillon	5908	4238	5949	5909
Acide aspartique	134	99	140	133
thréonine	43	53	49	54
sérine	36	52	46	52
acide glutamique	125	133	102	106
proline	128	70	55	82
glycocolle	92	109	104	93
alanine	93	103	81	82
valine	69	79	81	74
cystéine	6	3	3	4
methionine	5	6	3	3
isoleucine	48	57	54	55
leucine	70	87	101	87
tyrosine	16	16	27	24
phénylalanine	39	38	46	41
lysine	46	43	52	55
histidine	18	17	21	21
arginine	32	35	35	34
mEq/g	0.75	0.49	1.64	1.21

bords au moins en partie, et pouvant être mucronées; glumelles de presque toutes les fleurs jamais totalement lisses, munies d'une arête longue de 0.5 à 1.5 mm, très scabre.

En plus de ces caractères, la ligule de la 3ème feuille de l'année est généralement plus courte (1,8—2.7 mm) dans le type 1 que dans le type 2 où elle mesure de 3,5 à 7 mm; celle de la feuille supérieure n'est que de 3,5—4,7 (6) mm dans le type 1, contre 4,5 —5,8 (6) mm dans le type 2, mais ces caractères sont souvent difficiles à voir car les ligules, très fragiles, se fendent et s'altèrent.

Des analyses chimiques pratiquées sur les feuilles de l'année entièrement développées confirment le validité de ces deux unités. Le type 2 contient un tiers de plus d'acide aminés, presque deux fois plus de proline (128 mEq/g),

Tableau 2

Caractères morphologiques

Type	foliole terminale		longueur de la stipule	
	longueur	largeur	totale	partie libre
extr. 1 moy.	(10) 13—16 (18) 14.41	4—5 4.41	12—16 (20) 14.20	(2) 3—4 (8) 4.0
extr. 2 moy.	(12) 16—22 (37) 22.50	(3.5) 5—6 (7) 5.90	(9) 15—22 (30) 26.3	4—8 (12) 7.4
extr. 3 moy.	22—30 (36) 27.40	6—8 6.7	32—45 (51) 38.7	8—12 (13) 9.25
extr. 4 moy.	(20) 30—36 (57) 32.75	(5) 6 (11) 6.7	(18) 25—37 (60) 34.2	(4) 6—10 (15) 8.7

un tiers de plus d'acide aspartique (134 mEq/g), mais moins de sérine, thréonine, glycocolle, alanine, valine, iso-leucine et leucine que le type 1.

Entre ces deux types prennent place diverses formes de transition marquées par une augmentation progressive de la scabrescence, les premières variations intervenant sur la troisième feuille, puis sur la hampe et le rachis principal, puis sur le rachis secondaire, puis sur les glumes et enfin sur les glumelles.

I. 2. Trifolium alpinum

Les types de trèfle prennent tous également place dans la concept courant de *Trifolium alpinum*. Ils se distinguent par la forme et les dimensions des folioles terminales de la quatrième feuille, par les dimensions des stipules, la longueur des pétioles, de la hampe florale, la forme et la longueur des bractées axillant l'inflorescence, le rapport du tube aux dents du calice.

Les types 1 et 2 ont des folioles terminales courtement pétiolulées et elliptiques environ trois fois plus longues que larges; les hampes florales sont courtes et munies de bractées toutes soudées en une colerette brève, à peine denticulée; le tube du calice est plus long que la moitié des dents ou l'égale.

Les types 3 et 4 ont des folioles sessiles, obovales, ou rhomboïdales, élargies dans le tiers supérieur ou inférieur, quatre à six fois plus longues que larges; les hampes sont longues et pourvues de bractées distinctes ou à peine conniventes à la base, bien nettes (atteignant 1—2 mm); le tube du calice est plus court que la moitié des dents. Le tableau n° 2 montre les différences entre types 1 et 2 d'une part, 3 et 4 d'autre part.

du trèfle alpin

longueur du pétiole	longueur der la hampe	bractées	calices		
			pieds	tubes	dents
2—4 or 10—13 7.7	25—40 (60) 38.7	colerette	1—2 1.54	(3) 3.5—4 3.6	6.7 6.61
(3) 10—20 (37) 22.4	(18) 35—60 (85) 64.7	0.5—1	(1) 1.5—2 1.6	3—3.5 (4) 3.3	(5) 7—8 6.7
22—50 (70) 43.9	80—120 (173) 114.4	0.5—1.5	1.8—2 1.9	3—3.6 3.2	7—8 7.12
(19) 30—50 (80) 40.8	(70) 90—120 (230) 102.9	(0.5) 1—2	(1) 1.5—2 1.75	3.4 3.2	7.5—8 7.92

Tableau 3

Rapports caractéristiques du trèfle alpin

	Longeur dents du calice sur longueur tube du calice	Longueur sur largeur de la foliole terminale	Longueur du pétiole sur largeur foliole terminale
1	1.77	3.26	1.74
2	2.03	3.8	3.79
3	2.09	4.08	.655
4	2.475	4.88	6.08

Le tableau n°3 groupant les rapports caractéristiques établis sur les valeurs moyennes montre bien l'évolution d'un type à l'autre.

Les valeurs augmentent en allant du type 1 au type 4, une inversion se manifestant toutefois entre les types 3 et 4 dans le 3ème rapport. Cette inversion se manifeste également au niveau des stipules, du calice et de la hampe qui sont plus grandes dans le type 3 que dans le type 4.

A ces caractères morphologiques, fins mais nets, s'ajoutent les différences chimiques telles qu'elles ressortent du tableau n° 1.

Le type 1 est un peu plus riche en acides aminés totaux que le type 2 et spécialement en glycocolle, valine, leucine, le type 2 au contraire renferme plus de proline.

Ces caractères microchimiques permettent de rapprocher immédiatement les trèfles du groupe 2 et les gispets du groupe 2 : ces plantes sont mieux pourvues en proline que les graminées et les trèfles des autres groupes[1].

[1] La nature des graminées veut qu'elles renferment plus de proline et d'acide glutamique par rapport aux trèfles plus riches en acide aspartique.

I. 3. Campanules

Les types de campanules répondent parfaitement aux caractères morphologiques et cytologiques de *C. recta* Dul., *C. ficarioides* Timb.-Lagr., et *C. precatoria* Timb.-Lagr. tels qu'ils ont été repris par A. GESLOT (1972).

Tableau 4

Teneur en acides aminés globaux (m Eq/g) en fonction des assotiations

Associations	Campanules		Trèfles
Trifolio-Phleetum			type 1 : 1,64
Ranunculo-Festucetum	*recta*	: 1.64	type 3 : 1.26
Guirlandes à *F. Eskia*	*ficarioides*	: 1.25	type 2 : 1.21
Irido-Festucetum	*precatoria*	: 1.13	type 4 : 0.93

Les analyses microchimiques des campanules, un peu moins significatives que celles des trèfles et des fétuques permettent tout de même de rapprocher *C. recta* et trèfles du groupe 1 par leur plus haute teneur en acides aminés totaux (alanine en particulier) d'une part, *C. precatoria* et trèfles du groupe 4 par leurs basses teneurs en acides aminés totaux d'autre part. *C. ficarioides* tout comme les trèfles du groupe 2 étant intermédiaires.

Quand on rapproche les types ainsi obtenus par des méthodes strictement taxinomiques des relevés phytosociologiques, on constate que les types 1 et 2 de trèfle et 1 de gispet, appartiennent comme *Campanula recta* au *Trifolio-Phleetum* Braun-B. des Pyrénées orientales et au *Ranunculo-Festucetum Eskiae* tel qu'il a été défini en Pyrénées centrales (1969); les types 3 de trèfles, 2 de gispet et *Campanula ficarioides* prennent place dans le groupement en gradins ou guirlande à gispet tel qu'il a été décrit des Pyrénées orientales (1948), le type 4 de trèfle accompagné de *Campanula precatoria* dans l'*Irido-Festucetum* ou des groupement voisins.

L'étude de la répartition altitudinale et latitudinale de ces divers groupements et de tous ceux qui s'y rattachent est actuellement en cours. Sans trop de risques, on peut déjà rapprocher les taux d'acides aminées totaux des campanules et des trèfles avec les associations, comme le fait le tableau n° 4 (les gispets ne peuvent être pris en compte pour une telle comparaison, car ils appartiennent à un groupe biologique très particulier dont les constituants ne peuvent être comparés qu'entre eux).

Ainsi semble prendre naissance, au niveau où l'étude à été réalisée, une trilogie campanule—gispet—trèfle d'une extrême sensibilité. Il semble d'ailleurs s'y ajouter une quatrième espèce (*Poa violacea*) qui réagit de la même manière.

La mise en évidence de cette trilogie obtenue par le simple rapprochement des résultats taxinomiques et phytosociologiques est en même temps la traduction de phénomènes écologiques de toute première importance.

II. Ecologie

La trilogie campanule — gispet — trèfle se manifestant dans les deux grands ensembles de groupements à *Festuca eskia* et à *Festuca paniculata* (= *F. spadicea*), il convient d'examiner rapidement les grands traits écologiques de chacun d'eux.

II. 1. Les groupements à Festuca eskia

II. 1. 1. En Pyrénées centrales, la grande majorité des groupements s'intègrent au *Ranunculo-Festucetum eskiae* R. Négre où ne se distinguent pas moins de huit sous-associations ou variantes en fonction des variations édapho-topographiques. Tous les relevés du tableau montrent la présence constante côte à côte de *Festuca eskia* et *Trifolium alpinum* dans des milieux longtemps enneigés et qui paraissent en biostasie évidente ou ne sont affectés que par des mouvements du substrat de très faible amplitude. Sur les 35 relevés publiés, le degré de recouvrement de l'association est toujours supérieur ou égal à 75%, cette valeur minimale n'étant d'ailleurs observée que trois fois seulement.

Des groupements appauvris de ce *Ranunculo-Festucetum eskiae* atteignent, à l'état fragmentaire, les parties les plus occidentales des Pyrénées orientales, dans le massif du Carlitt et sur les confins des Pyrénées ariégeoises où ils colonisent, vers la limite supérieure de la forêt de pins à crochets, des dépressions également en biostasie où la neige persiste souvent jusque vers la mi-Juin.

A côté de ces gispetières continues, les Pyrénées centrales renferment de nombreux exemples de peuplements discontinus en gradins: ils occupent des soulanes raides ou des versants exposés à l'ouest, relativement vite déneigés. et donc sujets à la géomorphogenèse périglaciaire de printemps et automne. Les substrats, dans l'ensemble identiques à ceux du *Ranunculo-Festucetum*, subissent cependant des phénomènes de tri mécanique et de gélifluction bien caractéristiques. La période estivale durant laquelle ils ne se produisent plus est si brêve que la végétation n'a pas la possibilité de recoloniser les parties dénudées.

Plusieurs de ces groupements semblent actuellement en pleine évolution, celle-ci correspondant souvent à l'apparition — semble-t-il récente — dans la région de «névés agressifs» c'est-à-dire, en fait, d'actions périglaciaires dans des lieux jusqu'ici en biostasie.

II. 1. 2 — En Pyrénées orientales, au delà de la limite supérieure naturelle de la forêt, les peuplements à *Festuca eskia* étudiés par J. Braun-Blanquet (1948) et L. Serve (1972) se localisent d'une part dans les niches du *Trifolio-Phleetum gerardi* et d'autre part sur des versants méridionaux ou occidentaux à forte déclivité où la graminée joue alors un rôle fondamental dans la dynamique géomorphogénétique.

La localisation « sous le vent » de ces versants permet de fortes accumulations de neige, en large partie compensées par une fusion et une sublimation actives liées à un ensoleillement intense dont les effets sont accrus par l'inclinaison.

La fusion se situe en une période de l'année où les alternances répétitives gel-dégel sont fréquentes. Ces conditions sont très propices à la manifestations des phénomènes périglaciaires, gélifluxion surtout: ils s'exercent avec une intensité d'autant plus marquée que la sécheresse estivale ne permet pas aux végétaux d'édifier pendant la période d'intense activité végétative un revêtement suffisamment compact pour protéger les formations superficielles des effets des cycles gélifs en période pré- et fini-nivales.

La partie supérieure du substrat fouillée par les rhizosphères renferme toujours une forte proportion d'éléments minéraux infra-centimétriques noyés dans une matrice argilo-limoneuse. La formation et la fusion des pipkrakes provoquent un déplacement vers l'aval des éléments soulevés, ces derniers étant souvent remplacés par des éléments venus, de la même manière, de l'amont. Sur ces versants de «transit» le végétal intervient alors d'une façon passive en freinant les déplacements de faible amplitude des matériaux mobilisés. Cette tendance à l'ensevelissement par l'amont provoque une compression vers l'aval des fétuques qui ne peuvent désormais se développer que latéralement durant les mois d'été formant ainsi des guirlandes plus ou moins linéaires qui s'organisent parallèlement aux courbes de niveau. Lorsque la pente générale du versant n'est pas trop raide, des gradins de cryoplanation se forment entre deux guirlandes successives.

L'intensité de la cryoturbation est responsable de l'absence de végétation entre les guirlandes, déchaussement et cisaillement racinaire ayant raison des plantules qui peuvent s'y implanter. C'est un fait absolument constant que l'assujetissement de la flore accompagnatrice aux lambeaux fixés des guirlandes graminéennes. Le cortège floristique est de ce fait très réduit et les peuplements sont toujours caractérisés par un degré de recouvrement n'atteignant que très exceptionnellement la valeur de 30%.

Les différences physionomiques avec les gispetières du *Ranunculo-Festucetum* sont donc considérables et justifient l'appartenance à des géosystèmes (au sens de G. Bertrand) différents.

Il est à cet égard, intéressant de noter que la stricte localisation des versants en gradins à *Festuca eskia* en Pyrénées orientales sur l'emplace-

ment des névés agressifs (au sens de G. SOUTADÉ) rappelle étrangement celle de *Festuca pseudo-eskia* Boiss, en Sierra Nevada, donc en haute montagne méditerranéenne.

Par ailleurs, les travaux récents en Pyrénées orientales de G. SOUTADÉ (1970, 1971), A. BAUDIERE et L. SERVE (1971, 1972), L. SERVE (1972), G.

Tableau 5

Teneurs en carbone organique sous les groupements à Festuca eskia

Groupement	Altitude	Profondeur	C%
Festucetum eskiae gradins (P.O.)	2360 m	0—5 cm	2.29
Festucetum eskiae gradins (P.O.)	2550 m	0—5 cm	2.55
Festucetum eskiae gradins (P.O.)	2650 m	0—5 cm	2.51
Ranunculo-Festucetum eskiae conopodietosum (P.C.)	2420 m	0—7 cm	16.0
Ranunculo-Festucetum eskiae conopodietosum (P.C.)	2200 m	0—5 cm	16.0
Ranunculo-Festucetum eskiae nardetosum (P.C.)	2120 m	0—7 cm	9.6
Ranunculo-Festucetum eskiae hylocomnietosum (P.C.)	2050 m	0—7 cm	18.0
Ranunculo-Festucetum eskiae poëtosum (P.C.)	2250 m	0—4 cm	5.2

SOUTADÉ et A. BAUDIERE (1972), montrent que la tranche d'efficacité des névés agressifs de versant semble s'être relevée altitudinalement d'une centaine de mètres depuis un peu moins d'un siècle, ce qui a eu pour corollaire le déplacement vers l'amont des groupements oroméditerranéens à *Festuca eskia* et des espèces inféodées au modelé en guirlandes.

Enfin, si on se réfère à la teneur en carbone organique des horizone superficiels, paremètre proposé par A. BAUDIERE et L. SERVE (1971) pour différencier les groupements alpins des groupements oroméditerranéens, on s'aperçoit que le *Festucetum eskiae*, organisé selon un modelé en gradins est à affinités oroméditerranéennes, le *Ranunculo-Festucetum eskiae* étant de caractère alpin; il faut toutefois mettre déjà à part le *Ranunculo-Festucetum eskiae poëtosum* qui, exposé au nord-ouest, commence à subir l'atteinte d'un névé de versant devenant agressif depuis peu.

Analyses: L. SERVE, 1972 Pyrénées orientales, R. NEGRE, 1969 en Pyrénées centrales.

II. 2. Les groupements à Festuca paniculata

Les groupements à *Festuca paniculata* présentent, de la même manière que les groupements à *Festuca eskia* des différences considérables d'un point à l'autre de la chaine pyrénéenne.

II. 2. 1. En Pyrénées centrales, les groupements *à Festuca paniculata* sont voisins de l'*Irido-Festucetum spadiceae* (Association *à Iris xyphioides* et *Festuca spadicea*) R. Negre 1969 où se distinguent six sous-associations, floristiquement bieu definies. Seule la sousattociation *festucetosum eskiae* s'élève au delà des limites forestières supérieures. Les autres, subalpines ou montagnardes supérieures, sont d'une extraordinaire richesse floristique et la densité racinaire dans le sol est telle que «les pentes, même de 60%, couvertes par l'association, ne donnent aucune prise à l'érosion et que la solifluction y est totalement inconnue» (R. NEGRE, 1969; 72).

L'association paraît atteindre son extrême limite orientale sur les soulanes de la haute vallée de l'Ariège, en aval du Pas-de-la Case près de la frontière franco-andorrane.

Dans plusieurs de ces groupements pénètrent deux espèces remarquables qui s'y comportent en caractéristiques exclusives: *Campanula precatoria* Timb.-Lagr. et *Endressia pyrenaica* J. Gay, cette dernière étant passée jusqu'à présent totalement inaperçue en raison du parcours des troupeaux intervenant avant la période de sa floraison tardive.

Dans tous les cas évoqués, les conditions hydriques estivales sont toujours largement suffisantes pour maintenir une humectation permanente du sol. Il est toutefois important de mettre à part les zones d'envahissement du *Ranunculo-Festucetum eskiae* par l'*Irido-Festucetum* presque toujours situées vers le haut des pentes, livrés à la cryoclastie une bonne partie de l'année et soumises, au plus fort de l'été à un asséchement relatif.

II. 2. 2. En Pyrénées orientales, les groupements ont une amplitude altitudinale bien supérieure à celle de leurs correspondants centro-pyrénéens, tout en se localisant à des expositions comparables (S. SW. W). Deux niveaux altitudinaux s'imposent à l'observation: les soulanes subalpines, les soulanes supérieures.

a) *Un niveau inférieur*, situé à l'étage subalpin et pour lequel il n'est pas toujours aisé d'affirmer que les groupements à Fétuques sont réellement climaciques ou correspondent à des stades de dégradation des formations forestières ou buissonantes structuralement plus évoluées. Selon les localités, le recouvrement végétal peut être total (au voisinage des thalwegs notamment) ou présenter des variations importantes.

Les groupements climaciques assurent la continuité vers le bas des versants des groupements de niveau supérieur; on peut alors suivre, le long d'une ligne de plus grande pente, les modifications d'ordre édaphique et floristique induites par les variations altitudinales: les festuçaies de bas de versant sont en biostasie et peuvent se laisser coloniser par *Cytisus purgans* et parfois même *Pinus uncinata*. Toutefois, la forte inclinaison et l'extrême régularité des pentes tout au long du versant favorisent le déclanchement fréquent de coulées neigeuses qui s'opposent à l'installation et au maintien de

végétaux à port érigé. Mais, tout comme dans les Pyrénées centrales, la puissance d'enracinement des fétuques leur permet de résister remarquablement à l'entraînement par la neige.

En outre, le recouvrement important protège le substrat des phénomènes gélifs et produit une abondante matière organique. Ainsi, des sols profonds et extrêmement homogènes ont pu s'édifier et se maintenir, ce qui n'est évidemment pas le cas dans des zones où les fétuques ont pris possession de territoires précédemment forestés et où des traces d'érosion récentes et de cryoturbation sont nettement perceptibles. Dans ces derniers milieux, *Festuca eskia* est toujours présente et le degré de recouvrement diminue nettement. Cependant l'absence d'autres orophytes ne permet pas d'homologuer ces groupements à ceux des soulanes supérieures.

b) *Un niveau supérieur*, situé en milieu nettement supraforestier (2400 à 2700 m). Il diffère du précédent par un net appauvrissement floristique, celui-ci est lié à la disparition de la majeure partie des constituants du niveau inférieur, partiellement compensée seulement par l'apparition d'un cortège orophytique où *Botrychium lunaria* et *Trifolium alpinum* prennent localement une extension considérable.

Sur ces hauts de versant, la neige peu abondante fond précocement, la cryoclastie est intense, la forte proportion des fragments pluridécimétriques (parfois même métriques) limite les effets de la compétence de la gélifluction et permet le développement, sous un peuplement ouvert, d'un sol fréquemment discontinu, distribué en poches.

Dans ces milieux, *Festuca eskia* apparaît en abondance toutes les fois que l'amenuisement du matériau initial favorise la gélifluction. Les relations entre *Festuca eskia* et *Festuca paniculata* paraissent être fonction de ce seul paramètre: la physionomie du peuplement végétal est ainsi un excellent indice des processus morphogénétiques périglaciaires.

Ainsi, contrairement à ce qu'il est donné d'observer en Pyrénées centrales pour la sous-association *festucetosum eskiae* de l'*Irido-Festucetum* qui « a une valeur statique » (R. NEGRE, 1969 : 66), force est de constater que la présence côte à côte de *Festuca eskia* et *Festuca paniculata* a, dans les Pyrénées orientales, une signification dynamique importante, tout comme en Pyrénées centrales d'ailleurs lorsque l'*Irido-Festucetum* vient au contact du *Ranunculo-Festucetum eskiae* (R. NEGRE, 1969).

La dynamique périglaciaire qui règne au niveau des deux derniers groupements constitue un indice écologique important de l'appartenance au cercle de végétation oroméditerranéenne.

Conclusion

De l'exposé précédent se dégagent quelques conclusions qui sont autant de lignes de recherche pou les années à venir.

Festuca eskia Ramond offre, en Pyrénées centrales et orientales subalpines, au moins deux formes bien tranchées du double point de vue de la taxinomie et de l'écologie: l'une spécialisée aux lieux en biostasie, l'autre aux versants soumis aux phénomènes périglaciaires. Il leur correspond deux types extrêmes de *Trifolium alpinum* et deux espèces de campanules du groupe *rotundifolia Campanula recta* et *C. ficarioides*. La troisième espèce, *C. precatoria* est strictement liée à *Festuca paniculata* des versants montagnards en biostasie depuis longtemps. Des types intermédiaires existent dans des micromilieux édapho-climatiques de transition. Tout cela est la marque évidente d'une extrême sensibilité de l'espèce à la géomorphogenèse, mais c'est également le signe d'une microévolution liée à la multiplicité des biotopes et en pleine activité. Cette étroite liaison entre l'évolution des formes et le dynamisme des versants est le témoignage de la spéciation en marche.

Il est intéressant de souligner ici que, par rapport aux gispets des combes à neige, ceux des soulanes en gradins présentent souvent des étamines stériles allant de pair avec des taux de proline très élevés. Cela n'a rien d'étonnant en soi,[1] mais d'une part, il conviendrait de s'assurer s'il s'agit là d'un accommodat ou d'une adaptation, et, d'autre part, la question se pose de savoir s'ils n'y a pas là un rapport de cause à effet. De même il serait intéressant de rechercher si le taux important d'acides aminés du trèfle nain des combes à neige n'est pas en relation avec un métabolisme particulier de l'azote d'origine symbiotique ou avec un caryotype spécial, ou si, au contraire, l'augmentation de ce taux n'est pas plutôt simplement fonction du microclimat.

Enfin, il n'est pas inutile de marquer tout l'intérêt qui s'attache à reconsidérer d'un œil critique des espèces réputées jusqu'ici banales, climaciques ou même endémiques: *Poa violacea* Bell. (qui manifeste les mêmes tendances morphologiques que *Festuca eskia*), *Galeopsis pyrenaica* Bartl. (qui présente des microformes adaptées à la cryoturbation des gradins) *Linaria alpina* L. var. *aciculifolia* Br.-Bl. (qui n'est pas la même en Pyrénées orientales et en Pyrénées centrales) en sont trois nouveaux exemples.

Ces remarques éclairent d'un jour nouveau les rapports entre les groupements réputés climaciques à *Festuca eskia* et les hautes pelouses à *Festuca paniculata* déjà analysées par J. Braun-Blanquet et L. Serve en Pyrénées orientales, R. Negre, en Pyrénées centrales, et justifient l'extension de l'étude à toute la chaîne.

[1] Des multiples vérifications en cours par ailleurs par l'un d'entre-nous (C.G.) sur des plantes de diverses régions africaines concordent avec des observations déjà faites par Hubac, Guerrin, Ferran (1969) sur une plante du désert du neguev.

BIBLIOGRAPHIE

1. BAUDIERE, A.—SERVE, L. (1971): Recherches sur les teneurs en carbone organique des sols de haute montagne dans le bassin méditerranéen occidental, Coll. interdisc. Mil. nat. supraforest. Mont. Bass. occ, Médit.: 147—170, Perpignan.
2. BRAUN-BLANQUET, J. (1948): La végétation alpine des Pyrénées orientales. Etude de phytosociologie comparée. Mon. Est. Etud. pir. Inst. esp. Edaf., Ecol. Fisiol. vég. Barcelona.
3. GESLOT, A. (1971): Des Campanula gr. rotundifolia L. dans les Pyrénées (Caryologie, Palynologie, Morphologie). Th. Doct. spécialité, Marseille.
3. GESLOT, A. (1972): Contribution à l'étude cytotaxinomique de Campanula rotundifolia L. s. l. dans les Pyrénées françaises et espagnoles. Phyton, **15,** sous presse.
4. HUBAC, C.—GUERRIN, D.—FERRAN, J. (1969): Résistance à la sécheresse de Carex brachystylis J. Gan. plante du désert du Néguev. Ec. Plant., **4,** 325—346.
5. LABROUE, L.—LASCOMBES, G. (1970): L'évolution de la végétation et des sols au Pic du Midi de Bigorre. L'étage alpin inférieur en versant sud. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse. **106,** 156—169.
6. NEGRE, R. (1969): La végétation du Bassin de l'One (Pyrénées centrales), 2ème note: les pelouses. Port. Act. Biol. **10,** 1—137.
7. SERVE, L. (1972): Recherches comparatives sur quelques groupements végétaux orophiles et leurs relations avec la dynamique périglaciaire dans les Pyrénés orientales et la Sierra Nevada. Th. Doct. spécialité, Perpignan.
8. SOUTADÉ, G. (1970): Exhumation de sols polygonaux et dégradation de la pelouse d'altitude sur le Pla de Gorra Blanc (2450 m), Massif du Puigmal, Pyrénées méditerranéennes. Bull. Ass. Géogr. fr. **384,** 259—276.
9. SOUTADÉ, G. (1970): Formes de «figuration» de la bordure occidentale du Pla Guillem (Pyrénées-Orientales). Actes 94° Congrès nat. Soc. sav. Géogr. 17—25, Pau 1969.
10. SOUTADÉ, G. (1970): Les banquettes gazonnées des sources du Tech (P.-O.) Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, **106,** 170—178.
11. SOUTADÉ, G. (1971): Modelés supraforestiers et variations climatiques récentes sur le contrefort occidental du Massif du Puigmal (Pyrénées méditerranéennes). Coll. interdisc. Mil. nat. supraforest. Monst. Bass. occ. Médit. 111—134, Perpignan.
12. SOUTADÉ, G.—BAUDIERE, A. (1970): Végétation et modelés des hauts versants septentrionaux de la Sierra Nevada. Ann. Géogr. 709—736.
13. SOUTADÉ, G.—BAUDIERE, A. (1972): Mutations phytogéographiques et variations climatiques durant l'holocène dans les Pyrénées méditerranéennes françaises. Actes IX° Congrès international pour l'étude du Quaternaire. Nouvelle-Zélande (sous presse).
14. VIERS, G.: L'englacement quaternaire des Pyrénées-Orientales et ses problèmes climatiques. Coll. interdisc. Mil. nat. supraforest. Mont. Bass. occ. Médit. 57—64, Perpignan.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 37—45 (1973)

NEW PLANTS IN CUBA III

By

A. BORHIDI,[1] J. ACUÑA[2] AND O. MUÑIZ[3]

(Received: January 1, 1973)

In the third paper of this series, which the authors deal with the systematic novelties of the Cuban Flora, the description of 4 new species of the genus *Eugenia* (fam. *Myrtaceae*) and the diagnosis of a new genus *Kodalyodendron* (fam. *Rutaceae*) is done.

Fam.: **Myrtaceae**

Eugenia sooiana Borhidi sp. nova

Frutex 2—4 m altus; rami hornotini teretes vel superne paullo compressi, minute glanduloso-granulati, cinerascentes, glabri, vetustiores eglandulosi, striati. Folia petiolis 4—7 mm longis supra profunde canaliculatis et angustissime alatis, elliptica vel lanceolata, 4,5—5,6 cm longa, 1,5—3,5 cm lata, basi cuneata, antice 1—2 cm longe acuminata, apice obtusa et mucronulata, nervo medio supra impresso subtus prominente, lateralibus utroque latere 9—12, sub angulo 70—75° abeuntibus utrinquedense reticulato-venosis, prominulis, inter sese et ad marginem anastomisantibus. Limbus folii supra nitidus, subtus opacus, minutissime albo- vel flavo-lepidotus et glandulis transparentibus prominulis utrinque dense glandulosus, chartaceus vel subcoriaceus. Flores 1—8, plerumque in axilis foliorum vel rariter solitarii in internodiis; pedicelli 5—10 mm longi, glabri, eglandulosi minute sulcati; ad apicem pedicelli prophylla 2, minuta triangularia, usque ad 0.5 mm longa, persistentia, margine ferrugineo-ciliata. Calycis tubus obconicus, glanduloso-punctatus, glaber; lobi 4, inaequilongi, majores semiovales, antice rotundati, 2,5 mm longi, basi 2 mm lati, minores semiorbiculares vel triangulares 1,5 mm longi, basi 1,5 mm lati, omnes margine albo-ciliati. Petala alba, late obovata vel subquadrata 2,5 mm longa et 2 mm lata, apice ipso subtruncata et brevissime apiculata, glandulosa et margine ciliata; receptaculum brevissime pilosum. Filamenta tenuissima, 3.5—4 mm longa antherae quadrato-rotundatae, stylus non visus. Ovarium biloculare, ovula in quoque loculamento 8—12, e placenta ex apice loculi prodeunte pendula.

Typus: BORHIDI 4001; Cuba, Prov. Camagüey: Loma Cunagua, in silvis sempervirentibus umbrosis. Leg.: A. BORHIDI et O. MUÑIZ 15. VII. 1970. Typus in SV; isotipus: Bp.

Obs. I.: *E. confusae* DC. affinis, quae nervis lateralibus folii supra obsoletis glandulis subtus aplanatis, pedicellis duplo-triplo longioribus, ovulis paucis clare dignoscenda est.

Obs. II.: Hanc speciem dedicavi academico et professori botanicae hungarico Dr-i REZSŐ SOÓ, in scientiis systematicae et phylogeniae plantarum

[1] Botanical Garden of the Eötvös University, Budapest, Hungary.
[2] Estación Experimental de Agronomia, Santiago de las Vegas, Cuba.
[3] Botanical Institute of the Academy of Sciences, Habana, Cuba.

Fig. 1. Type specimen of the *Eugenia sooiana* Borhidi (Borhidi 4001)

atque phytocoenologiae geobotanicaeque aequo modo excellenti, magistro et fundatori scholae geobotanicorum hungarorum meritissimo, ex eccasione anniversarii septuagesimi nativitatis.

Eugenia subspinulosa Borhidi et Muñiz sp. nova

Frutex 2—3 m altus valde ramosus, internodiis 5—10 mm longis. Ramuli subteretes adpresse sericeopilosi, eglandulosi. Folia petiolis 1—1,5 mm longis, pilosis, elliptica, lanceolata vel oblongo-lanceolata, 0,8—3 cm longa, 5—10 mm lata, basi cuneata vel obtusa, antice

longe angustata, apice acuta, saepius spinuloso-mucronata, margine integro, incrassato et revoluto; nervo medio supra impresso, subtus prominente, lateralibus utrinque inconspicuis, puncti glandulosi rariter paulo conspicui, impressi, plerumque absentes vel inconspicui. Limbus supra glaber, subtus pilis ferrugineis vel albis sparse strigulosus. Flores 1—2, axillares vel terminales. Pedunculus rectus, crassus 1—3 mm longus, albo-sericeo pilosus. Prophylla 2, oblongo triangularia, acuminata, 1 mm longa, ferrugineo-ciliata. Calycis tubus ovalis, glandulosus et sericeo-puberulus, lobi 4, inaequimagni, semiovales vel semiorbiculares, breviter apiculati et apice mucronati, majores 2 mm longi, basi 2,5 mm lati, minores 1,5 mm longi et lati, omnes utrinque albo-puberuli. Ovarium biloculare, ovula in quoque loculo ca. 12 e placenta ex apice loculi pendula.

Typus: BORHIDI 4002. Sierra de Nipe: Prov. Oriente; in fruticetis sempervirentibus montis Loma Bandera, 500 m s. m. Leg.: A. BORHIDI et O. MUÑIZ 19. VII. 1970. Typus in SV; isotypus: Bp.

Obs.: E. *pinetorum* Urb. affinis, quae foliis longe acuminatis, utrinque puberulis, non strigosis, inflorescentiis plurifloris bene differt.

Eugenia leonis Borhidi et Muñiz sp. nova

Frutex 2—4 m altus. Ramuli subteretes, apicem versus paullo compressi, pilis brevibus patentibusque dense hirtuli, internodiis 0,7—1,5 cm longis. Folia 1—2 mm longe petiolata, obovata, obovato-rhomboidea vel obovato-elliptica, 1—2 cm longa, 6—10 mm lata, basi cuneata, rariter asymmetrica, apice rotundata, utrinque nitida, coriacea; nervo medio supra impresso, subtus prominulo, lateralibus utrinque nullis; puncti glandulosi densissimi, subtus nigricantes, utrinque prominentes; margine incrassato, integro paullo revoluto. Inflorescentia uniflora. Flores 1—(2), sessiles vel subsessiles in axillis foliorum; pedunculus usque ad 0,8 mm. longus, crassus, pilosus. Prophylla 2, minutissima, late triangularia, margine longe pilosa, Calyx obconicus glandulosus, glaber; lobuli 4, ovati, glandulosi, apice rotundati et ciliati inaequilongi, majores 1 mm longi, basi 1 mm lati, minores 0,5 mm longi et 1 mm lati, margine incrassato. Ovarium biloculare, ovula in quoque loculo 2. Discus glaber.

Holotypus: ALAIN 4613. Prov. Oriente; Sierra de Cristal, Cabezadas del Rio Lebisa. Leg.: HNO ALAIN et M. LOPEZ FIGUEIRAS 27. Dec. 1955. LS.

Obs. I.: *E. piedraensis* Urb. affinis, quae ramulis compressis, nervo medio supra prominulo, floribus axillaribus terminalibusque, ovulis 6—7 bene differt.

Obs. II.: Hanc speciem beato HERMANO LEON (Dr. J. S. SAUGET) in explorationibus florae Cubanae studiosissimo et meritissimo, coauctori excellenti operis Florae Cubanae ex occasione centennarii nativitatis dedicavimus.

Eugenia alainii Borhidi sp. nova

Frutex vel arbor parva 2—5 m alta. Ramuli compressi rubiginosi, dense et sericeo pubescentes. Folia 1—2 mm longe petiolata, petiolis puberulis, supra canaliculatis, elliptica, rhomboidea vel obovata, 1,3—3,2 cm longa, 0,7—1,6 cm lata, in statu juvenili utrinque dense albo puberula, demum supra glabra subtus glabrescentia, basi cuneata vel obovata et in petiolum contracta, antice breviter acuminata, apice rotundata et plerumque emarginata; nervo medio supra impresso, subtus prominente, lateralibus supra inconspicuis subtus obsolete prominulis, punctis glandulosis supra inconspicuis vel obsolete impressis, subtus sub indumento pubescente punctis nigricantibus sparsis, paullo prominulis obtecta; margine valde revoluto, coriacea. Inflorescentia axillaris, biflora, vel terminalis, racemosa, 3—6-flora. Pedicelli 2—4 mm longi puberuli; prophylla 2, triangularia, acuta, usque ad 1 mm longa; tubus calycis semiglo-

Fig. 2. Holotype specimen of the Eugenia leonis Borhidi et Muñiz (Alain 4613 LS.)

bosus, sericeo-hirsutus vel strigulosus; lobi 4, subaequales, late triangulares, 1 mm longi et basi 2 mm lati, acuminati et apice acuti, albo-strigulosi. Petala 4, elliptica vel ovata, 2,5—3 mm longa, 1,5 mm lata, apice apiculata, glandulis nigricantibus punctata, margine pilosa. Filamenta 4—5 mm longa, apice attenuata, antherae quadrangulares, dorso affixae. Discus pubescens, stylus non visus. Ovarium ovatum, puberulum et glandulosum, biloculare, ovula in quoque loculo 6—8.

Typus: ALAIN 3164. Prov. Oriente: Region de Moa. Pinal de Peña Prieta, La Magdalena, Toa. Alt. 600-650 m. s. m. Leg. HNO ALAIN 22. VII. 1953. LS.

Fig. 3. Type specimen of the Eugenia alainii Borhidi (Alain 3164 LS.)

Specimina examinata: Alain 3154; Ibidem Leg. Hno Alain 22. VII. 1953. (sterilis) — Alain 3376; Sierra de Moa, charrascos y pinales. Alt. 700 m s. m. 25. VII. 1953. Leg. Hno Alain (sterilis). — Alain 3183: Pinal de Peña Prieta, La Magdalena, Toa. Leg. Hno Alain 22. VII. 1953. (cum floribus).

Obs.: *E. pinetorum* Urb. affinis, quae foliis elliptico-lanceolatis, apice longe acumunatis et acutis, subtus eglandulosis differt.

Fam.: **Rutaceae**

Kodalyodendron Borhidi et Acuña genus novum

Frutices vel arbores parvae cubanae; ramuli spinulosi. Flores solitarii, pedunculus crassus, 4—8 prohyllis crassiusculis dense obtectus. Flores hermaphroditi 4-meri parvi; alabastra globosa, petala in aestivatione valde imbricata. Stamina 8 in seriebus duabus ad marginem gynophori inserta; antherae dimorphe, exteriores oblongo-sagittiformes, apice longe apiculatae, interiores ellipticae, brevissime apiculatae. Gynophorum bene evolutum. Ovarium ovatum, sessile, dense glanduloso-granulatum, uniloculare, ovulis 2,

Fig. 4. Kodalyodendron cubensis Borhidi et Acuña (SV 13816 J. Acuña); a. flower (section longitudinal); ×15; b. stamen exterior ×15; c. stamen interior ×15; d. habit 1×; (designed by Miss Vera Csapody)

ex apice loculi pendalis. Stylus brevis, stigma bipeltata. Drupa ovata, bisperma; semina 2, pendula, oblongo-ovata, nigra.

Genus in tribu *Toddalieae*, subtribu *Amyridinae*, iuxta genus *Amyris* L. insererendum. Differentiae genericae sunt:

Amyris L.: Frutices vel arbores inermes; inflorescentiis pluri-multifloris, corymbosis vel racemosis, pedicellis bibracteatis; antheris aequalibus, drupa monosperma, seminis solitariis.

Kodalyodendron Borhidi et Acuña: Frutices spinulosae, floribus solitariis, pedunculis 4—8-bracteatis, antheris dimorphis, drupa bisperma, seminis 2.

Obs.: Genus dedicavimus beato academico et professori Zoltán Kodály, compositori hungarico, aequo modo in musicis instrumentalibus et choralibus excellentissimo, in scientiis folkloricis sapientissimo atque magistro meritissimo in didacticis musicae ex occasione anniversarii nonagesimi natalis.

Typus generis:

Kodalyodendron cubensis Borhidi et Acuña sp. nova

Frutex vel arbor parva, dense ramosa; ramuli breves teretes, hornotini ferrugineobrunnescentes, glandulis prominentibus dense obtectis et pilis simplicibus glandulosisque minutis albo-puberuli, vetustiores cinerei, eglandulosi, glabri, postremo spiniformes. Internodia perbreves 1—10 mm longa, petiola 1—3 mm longa, supra sulcata, glandulosa et albopilosa, apice articulata, ad apicem ramorum conferte persistentia et spinescentia. Spinae perbreves, 1—2 mm longa, plerumque solitariae in axillis foliorum, late triangulares. Folia plerumque opposita, elliptica, obovata vel suborbicularia, 5—10 mm longa, 3—6 mm lata, apice rotundata et emarginata vel excisa, basi obtusa, rotundata vel subcordata, supra nitida, glabra vel pilosula, nervis prominulis reticulato-venosa, subtus flavido-pallida, squamulis minutissimis densissime obtecta, nervo medio prominente, lateralibus subconspicuis, glandulis transparentibus utrinque prominulis et nigricantibus punctata, margine integro et valde revoluto, coriacea. Flores solitarii hermaphroditi, tetrameri, parvi, pedunculati in axillis superioribus ramorum. Pedunculus 2—6 mm longus, 1 mm crassus, longitrostre sulcatus, glandulosus et albo puberulus, 4—8 prophyllis plerumque oppositis, lanceolatis, 0,5—1 mm longis, glandulosis et succulente crassis obtectus. Alabastra globosa. Calyx persistens, sepala 4, in aestivatione aperta, basi connata, aequalia, triangulari-ovata, 0,5—1 mm longa, glanduloso-granulata et puberula. Petala 4, in aestivatione valde imbricata, obovata, 1,5—2 mm longa, antice rotundata, membranacea, glanduloso-punctata, margine pilosa. Stamina 8, in seriebus duabus ad marginem gynophori inserta; filamenta inaequilonga, minora 0,5—1 mm, majora 1—1,5 mm longa, antherae dimorphae, dorso supra medium affixae, exteriores oblongo-sagittiformes, apice longe apiculatae et acutae, interiores ellipticae, apice brevissime elongatae, et rotundatae. Discus annularis margine laeviter turbinatus, in statu maturae valde incrassatus, calycis lobulos superans. Ovarium sessile, ovatum, dense glanduloso-granulatum, glabrum, uniloculare; ovulis 2, ex apice loculi collateraliter pendulis. Stylus brevis crassus, stigma crasse bipeltata. Drupa non pleno matura ovata 2—4 mm longa, bisperma. Semina 2, oblongo ovata, nigra.

Typus: SV. 13816; Prov. Oriente; Región de Moa, in charrascosis ad Playa de Vaca. Leg J. Acuña 25. V. 1945.

Colubrina glandulosa Perkins ssp. **reitzii** (M. C. Johnst.) Borhidi status novus et comb. nova

Basionym: *Colubrina rufa* var. *reitzii* M. C. Johnston Wrightia 3; 91. 1963.
Syn.: *Colubrina glandulosa* var. *reitzii* M. C. Johnston Brittonia 23: 17. 1971.

Colubrina glandulosa Perkins ssp. **antillana** (M. C. Johnst.)
Borhidi status novus et comb. nova

Basionym: *Colubrina rufa* var. *antillana* M. C. Johnston, Wrightia **3**: 92. 1963.
Syn.: *Colubrina glandulosa* var. *antillana* M. C. Johnst., Brittonia **23**: 17. 1971.

Colubrina glandulosa Perkins ssp. **nipensis** (M. C. Johnst.)
Borhidi status novus et comb. nova

Basionym: *Colubrina nipensis* M. C. Johnston Wrightia **3**: 92. 1963.
Syn.: *Colubrina glandulosa* var. *nipensis* (M. C. Johnst.) M. C. Johnst., Brittonia **23**: 18. 1971.

Colubrina spinosa Donnell-Smith ssp. **mexicana** (Rose)
Borhidi status novus et comb. nova

Basionym: *Cormonema mexicanum* Rose, Contr. US. Nat. Herb. **3**: 315. 1895; non Colubrina mexicana Rose 1895.
Syn.: *Colubrina spinosa* var. *mexicana* (Rose) M. C. Johnst., Brittonia **23**: 26. 1971.

Colubrina retusa (Pittier) Cowan ssp. **latifolia** (Reissek)
Borhidi status novus et comb. nova

Basionym: *Cormonema spinosum* var. (*beta*) *latifolium* Reissek, Mart. Flora Bras. **11** (1): 96. t. 25., f. 5. 1861.
Syn.: *Colubrina retusa* var. *latifolia* (Reissek) M.C. Johnston, Brittonia **23**. 28. 1971.

Colubrina cubensis (Jacq.) Brogn. ssp. **floridana** (M. C. Johnst.)
Borhidi status novus

Basionym: *Colubrina cubensis* var. *floridana* M. C. Johnston, Wrightia **3**: 96. 1963.

Colubrina cubensis (Jacq.) Brogn. ssp. **ekmanii** (M. C. Johnst.)
Borhidi status novus

Basionym: *Colubrina cubensis* var. *ekmanii* M. C. Johnston, Wrightia **3**: 1963.

Tragia triandra (Borhidi) Borhidi comb. nova

Basionym: *Platygyne triandra* Borhidi Annal. Hist.-nat. Mus. Nat. Hung. **64**: 92. 1972.

Tragia obovata (Borhidi) Borhidi comb. nova

Basionym: *Platygyne obovata* Borhidi, Annal. Hist.-nat. Mus. Nat. Hung. **64**: 93. 1972.

Symphysia floccosa (L.O.Wms.) Borhidi comb. nova

Basionym: *Hornemannia floccosa* L. O. Williams, Brittonia **18**: 248. 1966. (Panama.)

Oplonia tetrasticha (Wr. ex Griseb.) Stearn, ssp. **polyece** (Stearn) Borhidi status novus

Basionym: *Oplonia tetrasticha* var. *polyece* Stearn, Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Bot. $\mathbf{4}_6$ 311. 1971.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 47—53 (1973)

EIN SCHMUCK DER ALPENGEWÄSSER, DIE WEIDENRÖSCHEN-GESELLSCHAFT

(Epilobion fleischeri)

Von

J. BRAUN-BLANQUET

SIGMA, MONTPELLIER

(Eingegangen am 1. Januar, 1973)

L'*Epilobiotum fleischeri* appears as a primary association, well developed on the alluval substrate of subalpine torrents in siliceous mountains.

In der Umrahmung der ungestümen inneralpinen Flüsse lebt eine bezaubernde, artenreiche Alluvialvegetation, in der das eigenartige Tiefrot von Fleischers Weidenröschen den Ton angibt.

Herabgeschwemmt existiert das Plänzchen noch auf dem Geschiebe der Moäsa im Misox bei 260 m, aber sein optimales Gedeinen liegt im Verband des *Epilobion fleischeri* der subalpinen Stufe, zwischen 1400 und 2000 m.

Der Verband reicht tief in die alpine Stufe hinein; auf der Gletscherinsel Isla Persa am Bernina (2530 m) erscheint er in Begleitschaft hochalpiner Schuttpflanzen.

Auf der Talstufe des Hochrheins im Domleschg, namentlich aber auf den selten vom Menschen gestörten Schwemminseln zwischen Rothenbrunnen und Reichenau (s. Abb.) erscheint eine zweite Assoziation des *Epilobion*-Verbandes das *Myricarieto-Chondrilletum*, dessen Ökologie und Syndynamik H. D. VOLK (1938) eingehend behandelt hat, weshalb wir hier nicht darauf zurückkommen.

Nachfolgende: Betrachtungen über das *Epilobietum fleischeri* können gewissermassen als eine Fortsetzung angesehen werden.

Wir haben die Assoziation an folgenden Stellen Innerbündens aufgenommen:

1., 2. u. 3. Am Vorderrhein bei Rueun (Ruis). — 4. Maira bei Vicosoprano. — 5. Spärra hinter Klosters. — 6. Flazbachmündung bei Schlarigna. — 7. Sils im Oberengadin. — 8. Avers-Bergalga. — 9. Am Morteratschgletscher. — 10. Inn bei Zernez. — 11. Beverin im Val Bever. — 12. Inn bei Zernez. — 13. Sei Sufers. — 14. — u. 15. Hinterrhein. — 16. Im Val Tuoi. — 17. Am Flüelabach. — 18. Morteratsch. — 19. Vor Zapport. — 20. Am Morteratschgletscher. — 21. Val Lavinuoz. — 22. Morteratsch. — 23. u. 24. Am Hinterrhein gegen Zapport. —25. Am Morteratschgletscher. — 26. Am Flatzbach bei Schlarigna. — Sils (Oberengadin). — 28. Val Muranza. — 29. Val Lavinucz.

Die Zahl der Zufälligen ein- oder zweimal vorhandenen Arten ist beträchtlich:

Agronyron repens 1.1 (6) *Agrostis alpina* (16), *A. schraderiana* 25 *A. tenuis* 1.1 (15), 2.1 (19), *Alchemilla fissa* 5, *A. hoppeana* +.2 (1), *A.* sp. (28), *Almus viridis* 25, 17, *Antennaria dioica* 1.3 (14), (20), *Anthoxanthum odoratum* 1, 14, *Arabis corymbiflora* 21, *Arnica montana* 5, *Athyrium alpestre* (10), *Calamagrostis arundinacea* 4, *C. epigeios* 2, (15), *Campanula barbata* 5. *C. scheuchzeri* (2), *Carlina scaulis* 22, *Cerastium cerastoides* 5, *Chrysanthemum leucanthemum*

12, *Cirsium spinosissimum* (17), *Crepis grandiflora* 14, 25, *Dactylis glomerata* 4, *Draba carinthiaca* 16, *Deschampsia caespitosa* 12, *Dryas octopetala* 8, *Dryopteris filis-mas* (9), *Epilobium alpestre* 5, *E. angustifolium* 12, *Equisetum arvense* 4, *Erigeron canadensis* 1, 2, *E. uniflorus* (28), *Euphorbia cyparissias* 13, *Euphrasia montana* 14, *E. minima* 29, *E. salisburgensis* 2.1 (8) m, *Festuca ovina* var. *trachyphylla* 1.2 (12), *F. pumila* (8), *Fragaria vesca* 4, *Galium mollugo* ssp. *erectum* (2), *G. verum* 4, *Gnaphalium norvegicum* 5, *Helianthemum nummularium* 13, 22, *Hieracum bupleuroides* 2,2 (12), *H. dentatum* 8, *H. auricula* 11, 17, *H. murorum* 12, *H. racemosum* 7. *Hippophaë rhamnoides* +.2 (1), *Juncus alpinus* 5, *J. filiformis* 5, *J. trifidus* 23, *Koeleria cristata* 16, *Leontodon helveticus* 23 29, *Ligustrum vulgare* 5, *Luzula spadicea* 5, *Melilotus albus* 4, *Myosotis alpestris* 28, *Nardus stricta* 20, *Onobrychis montana* 1.2 (21), *Peucedanum ostruthium* 5, *Phleum alpinum* 6, 29, *P. pratense* 1, *Phyteuma betonicifolium* 14, *Plantago serpentina* 5, 7, *Poa annua* var. *varia* 2, *P. violacea* 1.2 (14), (20), *Polygonum bistorta* 6, *P. viviparum* 11, *Potentilla aurea* 5, (20), *Potentilla puberula* +.3 (12), 16, *P. reptans* 1, *Primula viscosa* (23), *Ranunculus montanus* 5, *Rhinanthus alectorolophus* 14, *Sagina saginoides* 5, 29, *Salix herbacea* (23), 29, *S . nigricans* 17, *S. pentandra* 11, *Saxifraga exarata* 5, *S. stellaris* 1.1 (5), 9, *Sedum album* 9, *S. annuum* (27), *S. atratum* (16), *Sempervivum alpinum* 1.2 (14), *S. arachnoideum*×*montanum* 1.2 (12), 14, *S. tectorum* 18. *Senecio incanus* ssp. *carniolicus* (28), *Silene acaulis* (16), *S. exscapa* 19, *S. nutans* I.2 (14), 22, *Taraxacum* sp. 8, 15, *Thesium alpinum* 10, 13, *Thymus avatus* I, (2), *Trifolium thalii* +.2 (4), *Veronica alpina* 29, *V. fruticans* 16, *V. fruticulosa* +.2 (8), 2.2 (14), *Bryum* sp. 12, II, *Cetraria crispa* 23, *Cladonia pyxidata* 14, 23, *C. silvatica* 14, 23, *C. symphicarpa* 13, *Dicranum* sp. 2.2, *Peltigera rufescens* 29, *Solorina crocea* 23, *Lachnea scutellata* 29, *Tortella inclinata* 1.2. (9).

Abb. 1

Die Vielzahl der Zufälligen (105) verdeutlicht den schwachen Artenwettbewerb auf den nicht selten vom Hochwasser überspülten vegetations-

armen Kiesinseln, die den Hauptstandort des *Epilobietum fleischeri* ausmachen.

Zahlenmässig dominieren die Hemikryptophyten, doch sind es vor allem Chamaephyten und Nanophanerophyten welche sich an der Bodenlackung

Tabelle 1

Das auf unserer bündnerischen Assoziationstabelle fussende Lebensformenspektrum der Assoziation zeigt folgenden Aufbau

	Artenzahl		%	
Hemikryptophyta		43		61
H. scaposa	14		20	
H. repentia	11		15.5	
H. casepitosa	9		13	
H. rosulata	6		8.5	
H. reptantia	2		3.0	
H. scandentia	1		1.5	
Chamaephyta		16		22.5
Ch. suffruticosa	6		8.5	
Ch. reptantia	4		5.5	
Ch. succulenta	4		5.5	
Ch. pulverulenta	2		3	
Nano-Phanerophyta		6		8.5
Therophyta			(1)	1.5
Bryophyta	3			4.5
Lichenophyta	2			3

beteiligen. Die Nanophanerophyten sind durch Jungpflanzen der Lärche, *Myricaria germanica* und mehrere *Salix*arten vertreten.

Die Aufnahmen unserer Tabelle 1 entsprechen zwei Subassoziationen deren Auftreten mit dem Verlauf der Assoziationsentwicklung übereinstimmt.

Diesem Entwicklungsgang parallel geht eine auch den Floristen frappierende Änderung im Bodenchemismus. Die Anfangsstadien der Assoziation enthalten zahlreiche Kalkpflanzen. Ihr Deckungsvermögen beträgt 53% der Gesamtdeckung (Zufällige nicht berücksichtigt).

Unter normalen Verhältnissen nimmt ihr Anteil am Vegetationsteppich mehr und mehr ab, je weiter die Rodenversaurung fortschreitet. Gleichzeitig dehnt sich der Moosrasen von *Rhacomitrium canescens* zur Subassozation *rhacomitrietosum* des *Epilobietum fleischeri* aus. In dieser Subassoziation hat der Deckungsgrad der *Thlaspietea*-Kalkpflanzen stark abgenommen (s. Tab.).

Gleybildung wurde nirgends beobachtet.

Die hochgelegenen Aufnahmen (Tab. 1. Aufn. 28) die bereits Anklängo an die alpine Ordnung der *Androsacetalia* zeigen, beleuchten die grosse ökologische Spannweite der Gesellschaft.

Mit der Subassoziation *rhacomitrietosum* findet die Berasung des vom Gletscher endgültig verlassenen Moränenschotters ihren vorläufigen Abschluss.

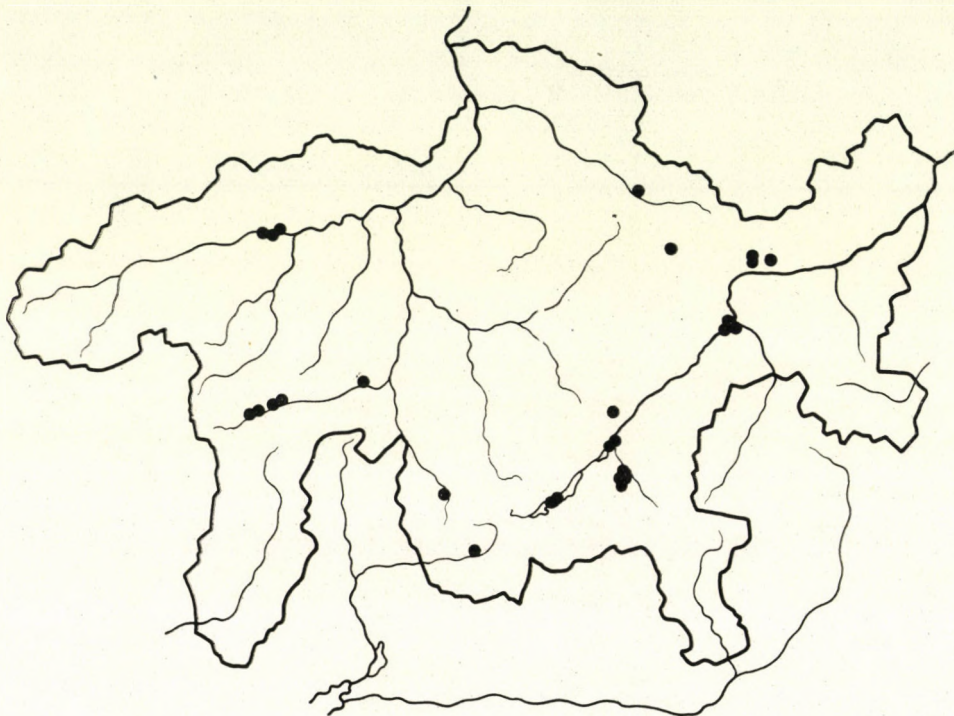



Abb. 2

Dies ist bei der Subass. *gypsophiletosum* nicht der Fall (da die vom Wasser), bespülten Ränder der Flussufer ständigen Änderungen unterliegen, sei es wie auch M. Moor (1968) betont, durch Erosion sei es durch Sedimentation.

Der natürliche Werdegang der Gesellschaft lässt sich nirgends besser verfolgen als auf den, der menschlichen Einflusssphäre gänzlich entrückten Alluvionen des Hinterrheins zwischen Reichenau und Rothenbrunnen, wo ihn H. O. Volk und später auch Max Moor analysiert haben. Er ist weitgehend von Geschiebekörnung und Bodenwassergehalt abhängig, diese massgebenden Faktoren regieren die Weiterentwicklung.

Die Erststadien der Vegetation erscheinen im Geschiebe vielfach streifenartig angeordnet. Den trockenen Feinsand besetzt als Vorläufer das offene,

oft vom Hochwasser überflutete, wenig stabile *Myricario-Chondrilletum* mit vereinzelten Alpenschwemmlingen (*Gypsophila repens*, *Campanula, cochleariifolia*, *Linaria alpina*).

Den jungen Kiesflächen an der Grenze des mittleren Sommerwasserstandes entspriessen Massen Weidensämlinge, doch setzt hier das Hochwasser ihrem Gedeihen bald ein Ziel. Bessere Aussicht hoch zu kommen haben die Grauerlenkeimlinge am oberen Rand des Weidengürtels, wo sie sich im Verlauf der Flusseintiefung zum *Agropyro-Alnetum incanae* weiterentwickeln.

Die etwas erhöht liegenden, trockeneren Kies-und Sandhänge sind vom Stachelgebüsch des Sanddorns (*Hippophaë rhamnoides* ssp. *fluviatilis*) eingenommen dessen fahlgelb glänzende Fruchttrauben in scharfem Kontrast zum Hellgrau des Laubes stehen, aus dem sie hervorleuchten.

Bei der Weiterentwicklung übernimmt hier *Pinus silvestris* die Rolle der Grauerle und statt der Erlenau ersteht ein Föhrenwäldchen, wie es auf dem Rheinschotter bei Rothenbrunnen und Thusis aufkommt. Die gleiche Sukzession ist von uns auf den Alluvionen der mittleren Durance verfolgt, beschrieben und abgebildet worden (1961 p. 55).

Das *Agropyro-Alnetum incanae* kann lange als Dauergesellschaft bestehen bleiben, falls keine Änderung des Grundwasserstandes eintritt.

Immerhin lässt sich heute schon ein Eindringen der Fichte feststellen und es ist vorauszusehen, dass das *Agropyro-Alnetum incanae* schliesslich von *Piceetum montanum*-Klimax verdrängt wird.

In den Westalpen ist die ostschweizerische Subassoziation *gypsophiletosum* durch die Subass. *astragaletosum sempervirentis* das *Epilobietum fleischeri* vertreten.

Die beiden Subassoziationen stimmen floristich weitgehend miteinander überein, doch ist die westalpine Subass. artenreicher.

Diese westalpine Subassoziation *astragaletosum sempervirentis* haben wir im Lauf der Jahre an folgenden Stellen näher untersucht:

1. Bachschutt der Ubaye bei Le Lauzet 960—1000 m. — 2. Bayasse—St. Louis 1650 m. — 3. Alluvionen der Ubayette 1950 m. — 4. u. 5. Guilufer bei Ristolas 1580 m. — 6. Linkes Guilufer nach Aiguilles. — 7. u. 8. Grobblockige Alluvion bei Ailefroide (Pelvoux) 1470 u. 1520 m. — 9. u. 10. Silikatmoräne bei Madame Carle 2000 m. — 11. Alluvialebene bei Madame Carle 1820 m. — 12. u. 18. Arcgeschiebe bei Recula 2000 m. — 13. Am Lauzanier beim Col de Larche 1960 m. — 14. u. 16. Oberhalb Echalp. Guilalluvionen 1700 u. 1720 m. — 17. An der Aigne unterhalb le Coin 1910 m. — 19., 20. u. 21. Gletscheralluvionen bei Madame Carle ca. 2000 m.

Wie das bündnerische *Epilobietum fleischeri* so erhält auch die westalpine Subassoziations *astragaletosum sempervirentis* einen wesentlichen Artenzuschuss durch zufällig eingeschwemmte Hochgebirgspflanzen. Auf engem Raum findet ein aussergewöhnliches Zusammentreffen von Arten verschiedenster Höhenlangen und Standorte statt.

Tabelle 2

Das Lebensformenspektrum des westalpinen Epilobietum fleischeri ergibt

	Artenzahl		%		Artenzahl	%
Hemikryptophyta		41		Chamaephyta	16	11,5
H. scaposa	15		29.5	C. suffruticasa	11	8
H. caespitosa	8		5.5	C. succulenta	2	1.5
H. rosulata	7		5.0	C. reptantia	2	1.5
H. repentia	9		6.5	C. pulverulenta	1	1
H. reptantia	2					
Nano-Phanerophyta		4	3.0	Geophyta rhizomatosa	6	4.6
Therophyta		1	2.0	Bryophyta, Lichenoph.	2	1.5

Zufällige Arten des *Epilobietum fleischeri* Subass. *astragaletosum sempervirentis* der Westalpen:

Achillea erba-rotta 17. *A. nana* (13), (21), *A. millefolium* 6, 13, *Alchemilla* sp. 13, *Alnus incana* 2.1. (8) 14. *A. viridis* 15, *Alyssum montanum* 12, 18, *Anthyllis vulneraria* ssp. *affinis* 2.2 (12), 18. *Arabis corymbiflora* 12, *Arenaria ciliata* 3. 13, *Artemisia campestris* 6. *Astragalus australis* 16. *A. purpureus* 1. *A. danicus* 13, *A. leontinus* 17. *Barbarea intermedia* 6, 13, *Berberis vulgaris* 11, *Brassica* sp. 11, *Briza media* 13, *Buphthalmum salicifolium* 16, *Campanula rotundifolia* 4, 13, *C. spicata* (4), 17, *C. trachelium* 4. *Carlina vulgaris* 1, 17, *Carum carvi* 13, 17, *Centaurea montana* 17, *C. uniflora* 12, *Cerastium triviale* 8, 13, *Cerinthe minor* 16, *Chrysanthemum leucanthemum* 1, 17, *Cirsium acaule* 13, *Dactylis glomerata* 13, *Deschampsia caespitosa* 7, *Dianthus caryophyllus* ssp. *silvester* 9, 17, *Dryas octopetala* 16, *Equisetum variegatum* 13, *Epilobium angustifolium* 13, *Erigeron uniflorus* 13, *Erysimum helveticum* 18, *Euphrasia minima* 1.1 (8), *Euphorbia cyparissias* 13, *Festuca pulchella* 13, *Galeopsis intermedia* 10, *Gentiana campestris* 12, 13, *Galium mollugo* 17, *Gregoria vitaliana* 4, 17, *Helianthemum alpestre* 14, *Herniaria alpina* 5, 16, *Hieracium amplexicaule* 21, *H. hoppeanum* (14), *H. incisum* 20, *H. lanatum* 14, 16, *H. murorum* 17. *H. peleterianum* 9, *H. pulmonarioides* 20, *H.* spec. 4. 14, *Hippocrepis comosa* 16, *Juncus alpinus* 7, 8, *Knautia* sp. 4, *Lactuca perennis* 2, 17, *Lathyrus pratensis* 13, *Linaria supina* 16, *Matricaria matricarioides* 6, *Melilotus albus* 1.1 (1), 6, *Minuartia capillacea* 3.2—3 (9), 17, *Nepeta nepetella* 15, *Ononis cenisia* 6, *O. fruticosa* +.2 (1), *O. rotundifolia* 4, *Oxytropis lapponica* 12. *Pinus silvestris* Jg 1, (14), *Plantago lanceolata* 5, *Poa pratensis* 4, *Populus nigra* 1, *Pulsatilla alpina* 1.1 (13), *Polygonum alpinum* (14), *P. viviparum* 8, *Prunella vulgaris* 7, 8, *Ranunculus montanus* 13, *R. seguieri* 13, *Rumex acetosella* (21), *Sagina procumbens* 8, *Salix albicans* 1, 15, *S. appendiculata* 4, 5, *S. foetida* 13, *S. hastata* 12. *S. nigricans* 12, *S. pentandra* 13, *Saxifraga aizoon* 9, *S. exarata* +.2 (13), *Scabiosa lucida* 4, 16, *Sedum album* 7, 18, *S. alpestre* 19, 20, *S. atratum* 13, *S. ochroleucum* 7, *S. reflexum* 8, *S. rupestre* (4) 16, *Scrophularia canina* 6, *S. hoppei* (3), *Senecio doronicum* 13, (21), *S. incanus* 17, 20, *Silene acaulis* 11, *S. exscapa* (21), *S. nutans* 18, *Sorbus aucuparia* (4), *Teucrium montanum* 3. *Thesium alpinum* 4. *Trifolium caespitosum* (14), *T. badium* 13, *T. pratense* 12. *T. repens* 6. *T. thalii* 7. *Trisetum flavescens* 17, *Valeriana tripteris* 14, *Vicia cracca* 6.

Bryum sp. 11, 1,2 (18). *Cladonia pyxidata* 20. *Peltigera rufescens* 20, 21, *Polytrichum sexangulare* 20.

Als Besonderheiten der Subass. *astragaletosum sempervirentis* sind *Trifolium saxatile*, *Astragalus sempervirens*, *Asperula aristata*, *Avena montana* hervorzuheben.

Die reichlich vorhandenen Zwergsträucher und chamaephytischen Halbsträucher machen insgesamt ein Drittel des Artendurcheinanders aus.

Tabelle 4

Epilobietum fleischeri subass. astrageletosum sempervirentis

Lebensform	Nummer der Aufnahme Höhe (M.ü.M.) Exposition u. Neigung (°) Deckungsgrad (%) Aufnahmefläche (m²)	Gypsophila-Salix *daphnoides*-Variante																	*Sempervivum arachnoideum* variante				Stetigkeit
		1 1000 — 50 50	2 — 50 20 (100)	3 1950 — 40 100	4 1580 — 50 100	5 1580 — 60 50	6 — 40 —	7 1520 — 50 —	8 1470 — —	9 2000 S35 40 50	10 2000 S40 30 50	11 1820 — 50 —	12 2000 — 80 50	13 1960 — 80 200	14 1720 — 50 50 (100)	15 1700 — 70 100	16 1700 — 40 30	17 1910 2 60 200	18 2000 — 50 100	19 2000 — 90 4	20 2000 — 80 50	21 2000 — 90 8	
	Assoziation-Kennarten																						
Ch. suff.	*Epilobium fleischeri* Hochst.	1.2—3	2.2	1—2.2	1.2	3.2	+.2	2.1	+.2	+	2.2	×	2.2	2.2	3.2	4.2—4	×	3.2—4	3.2—3	2.2	3.2—3	+	21
H. rep.	*Trifolium pallescens* Schreb.	.	.	.	.	.	.	1.1—2	1.1—2	2.2	1.2	×	+	+	(+)	+	×	.	+	+	1.2	+	14
H. scap.	*Erigeron acer* L. ssp. *angulosum* (Gaud.) Vacc.	.	+	+	+	1.1	+	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	9
Th.-H. ros.	*Trifolium saxatile* All.	.	.	.	.	.	.	1.1	.	1.1	+—1.1	×	.	.	.	.	.	.	.	.	.	(+)	5
	Verbands-und **Ordnungs-Kennarten** **(Epilobion fleischeri, Myricarietalia)**																						
N.-Ph.	*Myricaria germanica* (L.) Desv.	.	.	.	1.2	.	+	2.1	.	.	.	.	+	.	.	.	.	r	.	.	.	.	5
Bry.	*Rhacomitrium canescens* Timm.	.	.	.	.	.	.	+—1.2	.	.	.	×	.	.	.	.	.	.	.	5.5	5.5	5.5	5
Lych.	*Stereocaulon alpinum* Laurer	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	×	+	.	.	.	.	.	3.3	.	+	+	4
G. rh.	*Petasites paradoxus* (Retz.) Baumg.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	1.2	×	.	.	.	.	.	4
H. rept.	*Hieracium florentinum* All.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	4
	Klassen-Kennarten **(Thlaspietea rotundifolii)**																						
H. ros.	*Hieracium staticifolium* All.	2.1	1.1	2.1	.	.	+	+	.	+	2.1	.	+	3.1—2	+	1.1	×	2.1	2.1	2.1	2.1—2	+	17
Ch. suff.	*Gypsophila repens* L.	1.2	1.2	1.2	2.2	1—2.3	1.2	+	+.2	.	.	×	.	+.2	(+)	1.2—3	×	(+)	.	.	+	+	16
Ch. suff.	*Rumex scutatus* L.	.	+	.	.	+	1.1	+	+	+	+	+	+.3	.	1.2	+	×	.	.	.	+	.	13
H. ros.	*Leontodon hispidus* L. ssp. *hyoseroides* Welw.	.	+	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1—2	+	(+)	+	.	+	+	.	+	(+)	10
Ch. rep.	*Linaria alpina* (L.) Miller	.	.	1.2	.	1.2	.	+	.	.	.	×	.	+	1.2	+	.	.	.	.	.	.	7
H. rep.	*Campanula cochleariifolia* Lam.	.	+	+.2	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	×	+.2	.	.	+	.	7
H. scap.	*Silene vulgaris* (Moench) Garcke ssp. *prostrata* (Gaud.) Sch. et Thell.	.	.	+.2	.	.	.	+	.	.	.	×	.	.	.	.	.	1.2	.	+	+	.	6
G. rh.	*Poa cenisia* All.	.	.	.	.	.	+.2	+	+	.	.	×	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
H. scap.	*Erucastrum nasturtiifolium* (Poir.) O.E. Schulz	+	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
H. csp.	*Achnatherum calamagrostis* (L.) P.B. (*Stipa c.L.*)	+.2	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
Ch. suff.	*Arabis alpina* L.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	3
G. rh.	*Adenostyles glabra* (Miller) DC.	.	+	+.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	3
H. scap.	*Doronicum grandiflorum* Lamk.	.	.	(+)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Ch. suff.	*Centranthus angustifolius* (Mill.) DC.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	Begleiter																						
H. csp.	*Poa alpina* L.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	1.1	1.1—2	1.1	+	×	+	+	+	+	+	12
G. rh.	*Tussilago farfara* L.	+	1.1	.	1.1	1.1	1.1	+	+	.	.	.	2.1—1	2.1	.	.	.	1.2	.	.	.	.	10
H. rep.	*Lotus corniculatus* L.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	.	1.1	+	+	.	+	+	.	+	+	10
H. scap.	*Biscutella laevigata* L.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	+	.	+	+	+	+	+	9
H. ros.	*Anthyllis vulneraria* L. ssp. *alpestris* (Kit.) Br.-Bl.	.	.	.	.	1.2	.	.	.	.	.	(+)	.	+	2.2	.	×	+	.	+	+	+	9
N.-Ph.	*Salix daphnoides* Vill.	.	+	.	+	+	.	+	2—3.1	.	.	.	.	.	+	+	×	.	.	.	.	.	8
Ch. succ.	*Saxifraga aizoides* L.	.	+	.	.	.	1.2	2.2	2.2	+	.	×	.	.	(+)	1.2	.	.	.	.	.	+	8
H. scap.	*Chrysanthemum alpinum* L.	.	.	.	.	.	+	1.1	.	.	.	×	2.1	.	.	.	.	.	+	+	+	+	8
H. csp.	*Poa nemoralis* L. var. *glauca* Gaud.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	1.2	.	.	.	(+)	.	.	.	.	1.2	1.2	+	7
Ch. suff.	*Astragalus sempervirens* Lamk.	.	.	1.3	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1.3	+	+	×	1.3	.	.	.	.	7
H. scap.	*Onobrychis montana* DC.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	2—3.2	+	(+)	.	×	+	.	.	.	.	7
H. ros.	*Plantago serpentina* All.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	(+)	.	×	+	+	.	.	.	7
Ph.	*Larix decidua* Mill. (Klg. et Jungpfl.)	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	×	1.1	.	.	.	+	6
N.-Ph.	*Salix incana* Schrank.	+	+	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	6
Ch. succ.	*Sempervivum arachnoideum* L.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1.2	2.2	2.2	+.2	6
H. csp.	*Festuca ovina* L.	.	.	.	.	+	.	.	.	2.2	2.2	.	+	.	.	.	.	.	1.2	.	.	.	5
G. rh.	*Agrostis alba* L.	+	.	.	.	+	.	2.2	1.1—2	.	.	.	.	1.2	.	.	.	.	.	.	.	.	5
N.-Ph.	*Salix purpurea* L.	.	1.1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	(+)	.	.	.	+	.	.	.	5
H. rep.	*Cerastium strictum* (Hänke) Gaud.	.	.	1.2	.	.	+	.	.	.	.	.	+.2	.	(+)	.	.	.	.	.	.	+	5
Ch. suff.	*Helianthemum grandiflorum* Scop.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1.3	.	+	×	+.3	.	.	.	.	5
Ch. suff.	*Calamintha alpina* (L.) Lmk.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1.2	.	.	+	(+)	.	×	.	.	.	.	.	5
Ch. rep.	*Thymus serpyllum* L.	.	.	+	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	5
Ch. suff.	*Asperula aristata* L.f.	.	.	.	.	+	.	.	.	+.2	+.2	.	.	.	(+)	.	.	.	.	.	.	+	5
H. scap	*Solidago virgaurea* L.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	(+)	.	.	.	.	+	+	+	5
H. rept.	*Hieracium pilosella* L.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	1.1	.	+	.	5
H. csp.	*Avena montana* Vill.	.	+	(+)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	4
H. csp.	*Festuca rubra* L.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
H. ros.	*Potentilla crantzii* (Crantz) Beck	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	4
H. ros.	*Alchemilla hoppeana* D.T.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	1.2	.	+	.	+	.	.	.	.	4
Ch. suff.	*Astragalus monspessulans* L.	r	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	(+)	.	×	.	.	.	.	.	4
Th.	*Ononis natrix* L.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	×	(+)	.	.	.	.	4
H. rep.	*Galium pumilum* (Lmk.) Rouy	.	+	1.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	4
H. scap.	*Carduus defloratus* L.	.	.	1.1	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	4
H. scap.	*Erigeron atticus* Vill.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	4
H. scap.	*Picris hieracioides* L.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	4
H. csp.	*Sesleria varia* (Jacq.) Wettst.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	3
H. csp.	*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	(+)	3
G. rh.	*Agropyron repens* (L.) P.B.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
H. rep.	*Arenaria ciliata* L.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	3
Th.	*Sedum annuum* L.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	3
Ch. pulv.	*Saxifraga oppositifolia* L.	.	.	.	.	.	.	+.2	.	.	.	.	.	.	+	.	×	.	.	.	.	.	3
H. rep.	*Oxytropis campestris* (L.) DC.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2.2	.	.	.	.	+	+	.	.	.	3
Th.	*Euphrasia salisburgensis* Hoppe	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	3
H. scap.	*Reseda luteola* L.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
H. rep.	*Campanula rotundifolia* L.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	3
H. rep.	*Campanula scheuchzeri* Vill.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	3
H. scap.	*Scabiosa lucia* Vill.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	3
H. scap.	*Valeriana montana* L.	.	+	+.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	3
Ch. suff.	*Artemisia laxa* (Lamk.) Fritsch	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	(+)	3
H. scap.	*Leontodon autumnalis* L.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	3
H. ros.	*Taraxacum officinale* Weber ssp.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	3

Der seltene hochalpine Steinklee (*Trifolium saxatile*) kann als Therophyt oder aber als Hemikryptophyt auftreten. Hier ist er zu den Hemikryptophyten gestellt.

Das offene, raschem Wechsel unterworfene *Epilobietum fleischeri* erleidet bei jedem Hochwasser Artenverschiebungen und ist daher wenig homogen.

Wirtschaftswert: Die Assoziation, der schönste Schmuck des nackten Kiesschwemmbodens unserer Alpenflüsse wird selten, etwa von Ziegen, beweidet.

Als interessantes Lehrbeispiel für eine weder homogene, noch dynamisch-genetisch-einheitliche und dennoch floristisch gut charakterisierte Assoziation verdient sie besondere Beachtung.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 55—71 (1973)

GEOBOTANISCHE FORSCHUNGEN IM CASIN (KÁSZON)-BECKEN

(Ostkarpaten)

Von

S. Csűrös

BOTANISCHES INSTITUT D. BABEŞ–BOLYAI UNIVERSITÄT, CLUJ

(Eingegangen: am 1. Januar, 1973)

The basin of Casin (Kászon,), at an average height of 700—900 m and produced by the sinking in of the Carpathian flis, is hemmed in by mountains of 1100—1400 mhight.

The flora of the basin is relatively monotonous. On the basis of taxonomical, systematical, theoretical, biological, floristical and ecological analysis of the 480 species, The flora of the region belongs to the Central European montane type. In colder habitats many species living in the alpine zone e.g. *Scorzonera rosea, Achillea lingulata, Thesium alpinum, Anemone narcissiflora, Scabiosa lucida, Gymnadenia albida, Ranunculus montanus, Hypochoeris uniflora, Knautia longifolia* — also occur.

Vegetation consists mainly of grassy associations. Forests (oakwood, beeches, spruces) remain only on mountains removed from villages. A special feature is the sporadic contact of acidiphilous oaks (*Genisto-Quercetum petraeae*) with spruces (*Hieracio-Piceetum myrtilletosum*). The widest spread grassy associations of the basin are *Agrosti-Festucetum rubrae montanum, Nardetum strictae montanum siculum*, and their transitional cenoses (*Nardo-Festucetum rubrae*); the driest association is *Agrosti-Festucetum rubrae coronilletosum*. In the habitats of this latter and of the xeronardeta, first forest can be successfully introduced.

I. Allgemeine Verhältnisse

Geographisch liegt das Casin-Becken (Kászoni medence) zwischen 46°8' und 46°17' nördlicher Breite und 25°9'—26°8' östlicher Länge nördlich von Tîrgu-Săcuiesc und östlich vom unteren Ciuc-Becken, von dem es durch eine Reihe von über 1000 m hohen Bergkuppen (Cecille tető 1173 m, Paphegy 1165 m, Botsarka 1193 m, Fenyőfeje 1137 m) getrennt ist, die im Norden im Gipfel Aklosbérc enden, dessen nördlichen Abhänge in das Uzului-Tal abfallen. Gegen Norden ist das Becken durch die Wasserscheide zwischen Aklosbérc und Káposztás havas (1456 m) begrenzt. Gegen Osten trennen die im Süden von Káposztás havas gelegenen Kuppen (Kopácság 1392 m, Répát 1292 m, Füge 1181 m und Gombásbérc 1199 m) das Becken von den Zufluss-Tälern des Uzului, Braţul Încet (Lassuág) und Apa Roşie (Veresvíz). Im Süden des Beckens erstreckt sich das Turiei-Gebirge, vom Casin-Tal durchquert, welches alle Bäche aus dem Becken sammelt und dem Negru-Bach zuleitet.

Das Relief des Beckens, dem Felsenformationen fehlen, ist relativ monoton. Die Energie des Reliefes liegt zwischen 300 und 500 m. Im allgemeinen dominieren im Becken sanfte Abhänge (Abb. 1), und nur selten sind

die Bach-Täler von steil abfallenden Hängen flankiert. Da die Wälder im zentralen Teil fast zur Gänze gerodet wurden und hier schon seit wenigstens sieben Jahrhunderten Landwirtschaft betrieben wird, sind tiefgreifende Bodenerosionen sehr häufig (Abb. 5). Die mittlere Höhenlege des Beckens selbst

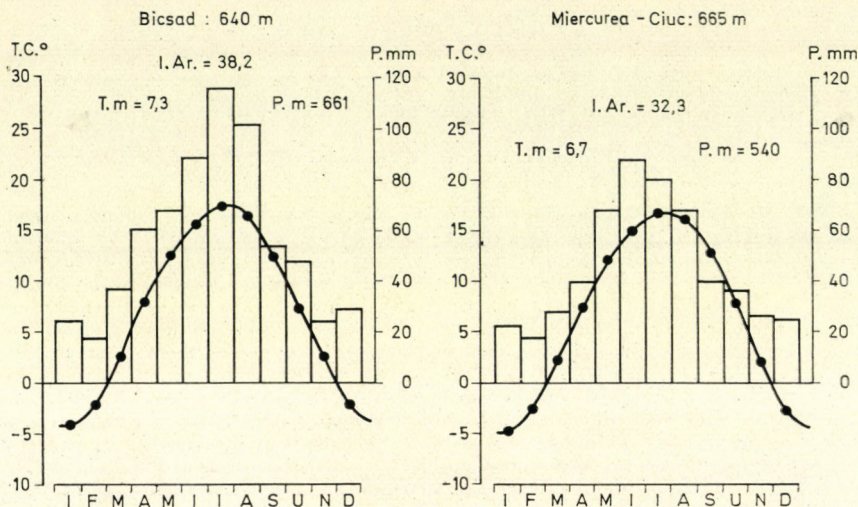



Abb. 1. Die Klimadiagramme der Gemeinde B i c s a d und der Stadt Mercerea-Cinc. Tm jährliche mittlere Temperatur, Pm: jährliche mittlere Niederschläge, IAr: Ariditätsindex von Em. de Martonne

beträgt ungefähr 800—900 m, die Ortschaften in den Tälern liegen 719, 710 (Plăieşi) und 681 m (Casinul Nou) hoch.

Das 750—900 m hoch gelegene Terrain in der Nähe der Dörfer wird kultiviert, wobei die entfernteren Fluren im Rahmen der Wechsel-Wirtschaft als Wiesen und Weiden genützt werden.

Geologie

Das Casin-Becken ist durch eine teilweise Senkung der Überschiebungsdecken vom Typus Ceahlău-Ciuc entstanden, wodurch es sich von den intramontanen Becken: Gheorgheni, Ciucul de Sus, de Mijloc, de Jos und Bîrsei wesentlich unterscheidet.

Gegen Westen ist das Casin-Becken vom unteren Ciuc-Becken durch die Serie des Bodoker Flysches getrennt, hier durch Sandsteine, Mergel, Tone mit exotischen Blöcken und durch Konglomerate vom Alter Barrem-Apt vertreten, die über die Serie des curbicorticalen Flysches übergeschoben sind, gebildet aus curbicorticalen Sandsteinen, Mergel und festen Sandsteinen vom Alter Alb-Vrakon. Im zentralen Teil des Beckens erscheinen unter dem sandstein-schieferigen Flysch der curbicorticalen Flysch-Serie Ablagerungen von Tonsteinen, Feuersteinen, quarzitischen Sandsteinen von neokomem Alter (Schwarzschiefer-Serie, Tisaru-Schichten) übergeschoben über den schieferigen Flysch mit schwarzen Einlagerungen (Toroclej-Schichten) vom Alter Cenoman-Alb. Diese Überschiebungsdecken (Schwarzschiefer-Serie und Toroclej-Schichten) sind den oligozänen Ablagerungen (Lattorf) des sand-

stein-schieferigen Flysches (Fusaru-Fazies) überlagert. Sie treten ihrerseites im Osten mit einem schmalen Streifen von sandsteinig-schieferigem Flysch von eozänem Alter (Priabon) in Berührung. Die Kuppe, die das Casin-Becken gegen Osten abgrenzt, wird von der symmetrischen Antiklinalachse des sandsteinigen Flysches (Tarcau-Fazies) von paläozän-eozänem Alter gebildet. Zwischen zwei Gemeinden (Casinul Nou und Plăieşi) haben sich pleistozäne und holozäne Schlämme, Schotter und Sande abgelagert.

Im östlishen Teil des Beckens sind infolge der postvulkanischen Erscheinungen Mineralwasserquellen häufig (Salutaris, Fehérkő, Borpataka).

Klima

Im Casin-Becken wurden keine direkte Messungen vorgenommen, aus den Daten einiger nahe gelegener Ortschaften können jedoch auch für das Klima des Beckens gültige Schlüsse gezogen werden. Zur Orientierung mögen die Klimadiagramme (Abb. 1.) der Ortschaft Bicsad und der Stadt Miercurea-Ciuc dienen. Erwähnt sei, dass die grössere Höhenlage und die benachbarten Waldregionen ein feuchteres, d.h. ein Klima bewirken, das dem von Bicsad ähnlicher ist, als dem der Stadt Miercurea-Ciuc. Hieraus erklärt sich die Verteilung der Waldvegetation, die im Casin-Becken bis zu den Kämmen mit Mischwäldern (Laub-Nadelwälder) emporsteigt während sie im Ciuc-Becken auf denselben Höhenlagen durch Nadelwälder vertreten ist.

Böden

Die Sandsteine des Flysches, die Mischwälder (aus Traubeneiche, Birke, Hainbuche, Rotbuche und Fichte bestehend) und die Fichtenbestände haben zur Entstehung der braunen Waldböden in verschiedenen Podsolierungsstadien beigetragen. Im Becken herrschen die braunen montanen typischen und podsolierten Waldböden vor, und nur im südöstlichen Abschnitt begegnet man braunen, stark podsolierten Waldböden und sekundärem Podsol. In grösseren Höhen, im nordwestlichen und nördlichen Teil sind braune saure montane Waldböden verbreitet.

II. Über die Flora des Gebiets

a. *Die Geschichte der botanischen Forschungen*

Von den Hauptverbindungswegen abseits gelegen und ohne touristische Anziehungspunkte war das Casin-Becken botanisch sehr wenig erforscht. Als erster Botaniker durchr querte Akad. E. Pop (17) Casin und veröffentlichte im Jahre 1937 zwölf Pflanzenarten, unte: ihnen auch *Ligularia sibirica*, *Dryopteris cristata* und *Spiraea salicifolia* aus der Nähe des Beckens, u.zw. aus den Tälern Braţul Încet (Lassuág) und Apa Roşie (Veresvíz). Im Sommer des Jahres 1943 hat eine Gruppe ungarischer Botaniker unter der Leitung von S. Jávorka im südostlichen Teil des Beckens und in den angrenzenden Tälern, die von E. Pop besucht worden waren, Forschungen durchgeführt, wobei 51 Arten veröffentlicht wurden, von denen nur 26 aus dem eigentlichen Becken erwähnt sind, die übrigen 25 hingegen aus den benachbarten Tälern. Unter jenen 26 aufgezählten Arten sind nebst einigen alpinen noch folgende zu erwähnen: *Equisetum ramosissimum* var. *pannonicum* (Kit.) Jáv., *Pedicularis silvatica*, *Phyteuma tetramerum* und *Trifolium spadiceum*. Im Jahre 1955 habe ich gelegentlich der Kartierung der Kräutervegetation der S. R. Rumänien gemeinsam mit Margareta Csűrös-Káptalan und Márkus Ştefan phytozönologische Studien über die Wiesen und Weiden aus diesem Gebiet durchgeführt. Einige phytozönologische Probeflächen wurden in einigen Arbeiten über die Rasen aus Transsilvanien (7, 20) schon publiziert, und Makromyceten-Studien wurden separat veröffentlicht (6). Im Jahre 1957 wurden auch die Wälder einschliesslich der Makromyceten in den Forschungsbereich einbezogen. Die segetale und ruderale Flora und Vegetation sind auch heute noch sehr wenig studiert. Infolge der von uns unternommenen Forschungen ist die Zahl der bekannten Arten aus dem Becken auf 480 Arten und 16 Untereinheiten angewachsen.

b. *Allgemeine Merkmale der Flora*

Da der lithologische Aufbau homogen und die Geomorphologie relativ monoton ist, weist auch die Flora keine Vielfalt auf. Sie zeigt aber einige erwähnenswerte Arten, wie die atlantische Art *Pedicularis silvatica* L. (auch von uns gesammelt), die in Rumänien nur von einigen Fundorten in den Ostkarpaten bekannt ist, *Silybum marianum* (L.) Gärtn. (Iacobeni), ebenfalls nur von wenigen Plätzen in Rumänien zitiert. Unter den Arten, die gewöhnlich an höheren Standorten wachsen, werden vermerkt: *Scorzonera rosea* W. et K., *Hypochoeris uniflora* Vill., *Anemone narcissiflora* L., *Achillea lingulata* W. et K., *Gentiana utriculosa* L., *Scleranthus uncinatus* Schur, *Knautia longifolia* (W. et K.) Koch, *Solidago alpestris* W. et K., *Thesium alpinum* L. und unter den montanen die Arten *Arnica montana* L., *Polemonium coeruleum* L., *Trifolium spadiceum* L., *Dianthus superbus* L., *Campanula abietina* Gris. et Sch., *Rosa pendulina* L., *Dactylorrhiza sambucina* (L.) Soó u. der Karpaten-Endemit *Phyteuma tetramerum* Schur.

Die 480 Arten gehören 59 Familien und 234 Gattungen an, wobei die Familie *Compositae* (*Asteraceae* + *Cichoriaceae*) mit 85 Arten die an Arten reichhaltigste ist, gefolgt von den Familien *Poaceae* mit 40, *Rosaceae* mit 31, *Fabaceae* mit 30 und *Lamiaceae* mit 26 Arten.

Was die Lebensformen anlangt, sind in überwiegender Mehrheit die Hemikrytophyten vertreten: 58,30% (281 Arten); es folgen die Therophyten mit 15,90% (76), danach die Geophyten mit 10, 80% (52), die Chamaephyten mit 4,60% (22), die Bäume mit 4,60% (22), die Sträucher mit 3,60% (17), die Helo-Hydatophyten mit 1,30% (6) und die Nanophanerophyten mit 0,90% (4 Arten).

Im Spektrum der floristischen Elemente dominieren die eurasiatischen Arten mit 40,35% (194 Arten), gefolgt von der europäischen 14,20% (68), die zirkumpolaren mit 13,52% (65), die zentraleuropäischen mit 10,90% (52), die kosmopoliten mit 4,80% (23), die alpinen mit 1,67% (8), die alpinen-zentraleuropäischen mit 1,45% (7), die alpinen-balkanischen mit 0,84% (4), die balkanischen mit 1,45% (7), die endemischen mit 2,50% (12), die dakischen mit 0,63% (3), die atlantischen mit 0,21% (1), die kontinentalen mit 2,72% (13), die pontischen mit 1,25% (6), die pontisch-mediterranen mit 0,63% (3), die pontisch-pannonischen mit 0,21% (1), die mediterranen mit 2,30% (11) und mit 0,42% (2) die adventiven Arten.

Die grosse Zahl der Hemikryptophyten (281 Arten) und der eurasiatischen (194), der europäischen (68) sowie zentraleuropäischen (52) sowie die geringe Zahl der pontischen und mediterranen Arten, wie auch die zahlreiche Vertretung der Holzgewächse mit 9,10% (43) und der Chamaephyten mit 4,60% (22), beweisen ganz offensichtlich die Zugehörigkeit der Flora des erforschten Gebietes zu der zentraleuropäischen Waldzone. Die relativ grosse Zahl der

zirkumpolaren Elemente (65) und das beträchtliche Vorkommen der alpinen Arten (Alp., Alp.-Ec, Alp.-B = 3,96%) bezeugen den montanen Charakter der erforschten Flora.

Zu derselben Schlussfolgerung gelangen wir, wenn wir die Flora des erforschten Gebiets an Hand einiger ökologischer Kennzahlen analysieren.

Tabelle 1

Ökologische Kennzahlen-Stufenleiter	W (F)		T		R	
	Artenzahl	%	Artenzahl	%	Artenzahl	%
0	19	3.96	59	12.30	210	43.70
1	—	—	17	3.54	9	1.90
1.5	15	3.12	9	1.90	—	—
2	67	13.94	99	20.60	43	9.00
2.5	64	13.32	31	6.45	—	—
3	185	38.48	210	43.70	116	24.13
3.5	56	11.69	15	3.12	—	—
4	36	7.49	34	7.08	82	17.06
4.5	20	4.16	—	—	—	—
5	18	3.75	6	1.25	20	4.16
6	—	—	—	—	—	—

Die hier folgende Tabelle enthält die Daten der prozentualen Aufteilung der 480 Arten auf die verschiedenen Stufen der Stufenleiter ELLENBERGS für die Faktoren Wasser (W) oder Feuchtigkeit (F), ferner Temperatur (T) und Bodenreaktion (R).

Aus diesen Daten ist ersichtlich, dass den Grossteil der Arten (185) die Mesophyten stellen (W: 3) oder diesem Wert nahe liegen (2,5 : 64—13, 32% und 3,5 : 56—11,69%). Diese Zahlen verdeutlichen klar, dass die Flora ein feucht-kühles Klima andeutet, welches das gute Gedeihen der Laubhölzer begünstigt. Gleichartige Schlussfolgerungen liefern auch die Daten der T-Werte. Die Arten, die mässige Ansprüche an den Temperatur-Faktor stellen uzw. die Werte 2,5, 3 und 3,5, bilden die Mehrheit der Flora (256 Arten: 53, 27%). Sie spiegeln ein gemässigtes Klima wider wobei die verhältnismässig grosse Zahl der mikrothermen Arten (T : 1, 1,5 und 2 = 125 Arten: 26,04%) und die geringe Zahl der xerothermen Arten (T : 4 und 5 = 40 Arten: 8,33%) den Einfluss des montanen Klimas der nahe gelegenen Gebirge anzeigen. Das Ökodiagram der Flora (Abb. 2.) veranschaulicht auch die spezifischen pedologischen Bedingungen. Die Mehrheit der Arten besitzt ein weites Anpassungsvermögen an die Bodenreaktion, was durch die grosse Zahl der Arten aus der »O«-Gruppe (gegenüber dem Säuregrad indifferente Arten) angedeutet wird (210 Arten: 43, 70%), wogegen die Gruppe R: 3, die die Arten mit guter

Anpassung an einen schwachen Säuregrad des Bodens umfasst, ebenfalls reichlich — mit 116 Arten: 24,13% — vertreten ist. Bemerkenswert ist auch die grosse Artenzahl aus der Gruppe W : 3 — R : 0, die 20,79% der analysierten

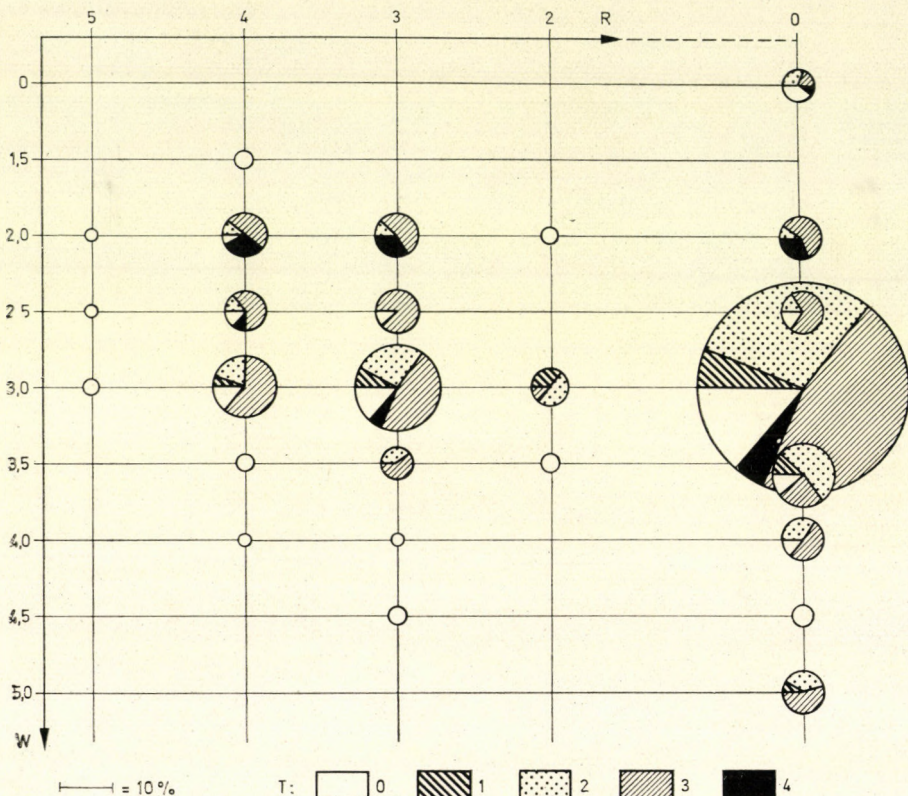



Abb. 2. Das Ökodiagramm der Flora (480 Arten). Für die W—T- und R-Zahlen sind die Skalen von ELLENBERG an gewandt

Flora ausmacht. Thermophile Xero-Mesophyten, in denen sich auch eine schwache Bodenalkälität, sind verhältnismässig spärlich vorhanden. Aus der Verteilung der Arten auf die Stufen des Bodenreaktionsfaktors geht klar hervor, dass das erforschte Gebiet im allgemeinen von schwach sauren-sauren Böden bedeckt ist die auf den Sandsteinen des an Kalkstein relativ armen Karpaten-Flysches entstanden sind.

Aus dem bisher Dargelegten geht hervor, dass die W-, T und R-Kennzahlen der Arten, die die Flora eines bestimmten Gebiets aufbauen, der Charakterisierung der pedo-klimatischen Bedingungen der betreffenden dienen können.

III. Die Vegetation

Als Folge einer intensiven und langwährenden anthropo-zoogenen Einwirkung ist das Becken fast waldlos, und nur die Begrenzungskuppen sind mit einer lichten Holzvegetation bedeckt, die ca. 25% der Gesamtfläche des Beckens einnimmt. Die sonnigen Hänge sind bis zu einer Höhe von ca. 1100 m stellenweise mit Laubmischwald-Überresten, und höher hinauf mit Fichtenbestandsresten bedeckt. Sehr interessant ist der direkte Kontakt zwischen den Eichenwald-Überresten und den Fichtenbeständen sowohl im östlichen Teil des Beckens wie auch im Nordwesten, auf den sonnigen Hängen mit süd-südwestlicher Neigung. Im Uzului-Tal wurden über 1100 m hoch gelegene Eichenwald-Fragmente in der ausgesprochenen Fichten-Stufe angeführt (16). Dieses Phänomen stellt ein reliktäres Schaubild aus der warmen und relativ trockenen Boreal-Zeit dar, als in den Ostkarpaten die Rotbuchen-Stufe noch nicht zustande gekommen war. Der Grossteil der Beckenoberfläche, ca. 60%, ist von Weiden und Wiesen bedeckt, die mit Hasel- und Wacholder-Sträuchen zerstreut bestanden sind (Abb. 5a, b.)

QUERCO-FAGEA Jakucs 1958

I. SALICETEA PURPUREAE Moor 1958

Salicetelia purpureae Moor 1958

S a l i c i o n a l b a e Soó 1930 em. Soó 1962

Salicetum albae-fragilis Issler 1926 em. Soó 1957. Fragmente dieser Gesellschaft begleiten den Casin-Bach als ein unterbrochener Saum, vor und hinter der Gemeinde Plăieşi. Am Aufbau der Phytozönosen ist neben den Dominanten auch *Salix triandra* beteiligt!

II. QUERCETEA ROBORI-PETRAEAE Br.-Bl. et Tx. 1943

Pino—Quercetalia Soó 1962 (*Fago Quercetalia robori-petraeae* Jakucs 1967)
Pino—Quercetalia Soó 1962

(*Fago-Quercetalia robori petreae* Jakucs 1967)

A. V e r o n i c o (o f f i c i n a l i s) - Q u e r c i o n Pop 1971
(*Castaneo-Quercion* Soó 1962 p.p.)

1. *Genisto* (*tinctoriae*)-*Quercetum petraeae* Klika 1932 *transsilvanicum* Soó 1962, Gergely 1968 (*Luzulo albidae-Quercetum petraeae* (Hilitzer 1932) Pass. 1953, R. et Z. Neuhäusel 1969, *dacicum* Pop 1971). Diese Gesellschaft

ist fragmentarisch im Norden und Nordwesten des Beckens auf sonnigen, steileren Hängen (15—25°), in verschiedenen Höhenlagen von 800 bis über 1000 m vorhanden! Die Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit auf den sonnigen Hängen sind grossen täglichen Schwankungen unterworfen, was die Konkurrenzfähigkeit der Rotbuche verringert, die Entwicklung der Eiche hingegen begünstigt. Auf diese Weise konnten sich die Eichenbestände der sonnigen Abhänge aus dem Boreal bis heute erhalten.

Die schüttere Baumschicht (Konsistenz: 0,6) gebildet von *Quercus petraea* und *Q. robur*, beherbergt eine spärliche Strauchschicht aus zahlreichen *Corylus avellana-*, *Cytisus leucotrichus-*, und kleinen *Betula verrucosa*-Exemplaren zusammengesetzt, wie auch mit *Carpinus betulus*. Die Aridität des Standorts wird durch die Konstanz und manchmal durch die grosse Abundanz der Xerophyten und Xero-Mesophyten verdeutlicht, so z. B. durch *Festuca rupicola*, *Carex montana*, *Trifolium alpestre*, *Lathyrus niger*, *Coronilla varia*, *Dianthus carthusianorum*, *Silene dubia*, *Sedum maximum*, *Potentilla argentea*, *P. alba*, *Bupleurum falcatum*, *Cynanchicum vincetoxicum*, *Origanum vulgare*, *Calamintha vulgaris*, *Viola hirta*, *Chrysanthemum corymbosum*, *Hieracium umbellatum*, *Senecio jacobaea*, *Galium verum* und *Helianthemum ovatum*. Die saure Bodenreaktion ist durch *Luzula albida*, *Veronica officinalis*, *Genista sagittalis*, *Hypochoeris radicata*, *Cytisus nigricans* und *Juniperus communis* angedeutet.

Auf dem weniger geneigten Mikrorelief entwickelt sich eine *Poa nemoralis*-Fazies.

Unter den Moosen besiedeln die Arten der Gattung *Ortotrichum* die nördliche Seite der Baumstämme bis zu einer Höhe von 2 m, wobei sich *Leucodon sciuroides* an ihrem Grunde ausbreitet. Die Makromyceten sind durch die Arten der Gattungen *Clytocybe*, *Russula* und *Cortinarius* vertreten.

Durch die Beweidung vermehrt sich die *Betula pendula* in diesen Waldbeständen erheblich und daraus ergibt sich die Degradationsgesellschaft: *Querco-Betuletum*. An der Stelle der einst gefällten Eichenwälder haben sich letzten Endes wenig ertragreiche xero-mesophile Rasen entwickelt, wogegen die steilen Abhänge (25—40°) stark erodiert sind. Diese Standorte (insbesondere im östlichen Teil des Beckens, am Unterlauf der Bache Fehérkő, Répát, Borpatak, usw.) wurden mit *Pinus silvestris*, *Robina pseudacacia* und *Larix decidua* bepflanzt. Die Kiefer hat sich gut entwickelt, und die in den *Quercus*-Beständen anwesende xeromesophile Flora hat sich erneut eingebürgert (*Calamintha acinos*, *Inula britannica*, *Carlina vulgaris*, *Poa compressa*, u. a.).

2. *Luzulo-Querco-Carpinetum transsilvanicum* Soó 1957 bedeckt das untere Drittel der Hänge oder die weniger steilen Plätze, und aus diesem Grunde wurden auch ihre Standorte fast gänzlich abgeholzt und in Ackerfluren oder Rasen umgewandelt.

B. Deschampsio-Fagion Soó 1962

3. *Deschampsio-Fagetum transsilvanicum* Soó (1957) 1962 (*Luzulo-Fagetum transsilvanicum*) ist auf den nördlichen Abhängen im südlichen Teil des Beckens auf stark podsolierten Böden verbreitet. Der saure Character

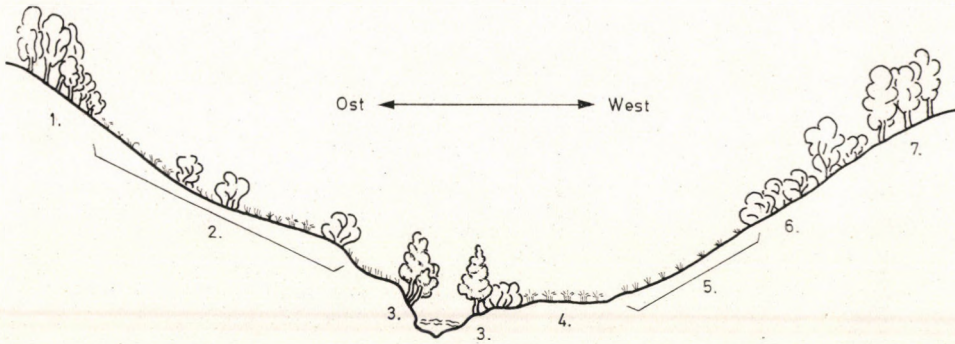



Abb. 3. Vegetationsprofil im Tal des Veszes-Baches. 1. *Deschampsio-Fagetum* mit viel *Betula pendula* und *Corylus avellans*; 2. *Nardo-Festucetum rubrae montanum*; 3. *Alnetum glutinosae — incanae*; 4. *Hygronardetum montanum*; 5. *Agrosti-Festucetum rubrae coronilletosum*; 6. *Corylletum avellanae*; 7. *Genisto (tinctoriae) — Quercetum petraeae*

der Standorte wird durch alle Vegetationsschichten angedeutet. Die Baumschicht besteht aus *Fagus silvatica* (AD : 4—5), *Betula verrucosa*, *Populus tremula*, *Quercus petraea*, die Strauchschicht aus dem Nachwuchs der Bäume und aus *Daphne mezereum*, *Sorbus aucuparia*, *Corylus avellana* und *Rosa pendulina*. In der Krautschicht herrschen *Luzula albida* (AD : 2—3 !), begleitet von *Calamagrostis arundinacea*, *Pyrola rotundifolia*, *P. secunda*, *Majanthemum bifolium*, *Gentiana asclepiadea*, *Phegopteris dryopteris*, u. a. Unter den Moosen dominiert auf dem Waldboden *Brachythecium salebrosum*, wogegen unter den Pilzen *Lactarius piperatus*, *L. vellereus*, *Russula emetica*, *Amanita muscaria*, *Lactarius torminosus*, *Boletus scaber*, *Tricholoma panaeolum* vorherrschen.

III. QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. et Vlieg. 1937

Fagetalia Pawl. 1926

Alno-Padion Knapp 1942

Alnion glutinoso-incanae (Br.-Bl. 1915) Oberd. 1953.

Alnetum glutinosae-incanae Br.-Bl. 1915, 1910 säumt als dünner Streifen die Bachauen. Die von *Alnus glutinosa* gebildeten Bestände zeigen feuchtere Standorte an. Die Assoziation besitzt eine Fazies, in der *Equisetum silvaticum*

vorherrscht. In der Krautschicht sind neben den Wald-Meso-Hygrophyten (*Oxalis acetosella*, *Gentiana asclepiadea*, *Campanula persicifolia*, *Polygonatum verticillatum*) die Arten *Deschampsia caespitosa*, *Carex pallescens*, *Ranunculus steveni* und *Angelica silvestris* zahlreich anwesend. Im Szetye-Tal wurde eine Fazies mit *Telekia speciosa* AD : 3 notiert, in der auch *Impatiens noli-tangere* und *Chaerophyllum cicutaria* einen AD : 2-Wert erreichen.

Fagion dacicum Soó 1962

Chrysanthemo-Piceo-Fagetum Soó 1962 *transsilvanicum* Soó 1962 tritt inselartig im Westen des Beckens, auf flacheren Stellen neben den Bachläufen auf. Die Krautschicht ist im allgemeinen aus *Oxalis acetosella*, *Pyrola uniflora*, *P. secunda*, *Pulmonaria rubra*, *Euphorbia amygdaloides*, *Viola mirabilis*, usw. aufgebaut, aber manchmal auch durch *Pteridium aquilinum* beherrscht (AD : 3). Diese Bestandsfragmente sind an Makromyceten sehr reich (*Lactarius deliciosus*, *L. piperatus*, *L. torminosus*, *Amanita muscaria* und viele andere).

ALBIETI-PICEA Hadač

VACCINIA-PICEETEA Br.-Bl. 1939

Vaccinio-Piceetalia Br.-Bl. 1939

Vaccinio-Piceion Br.-Bl. 1939

Hieracio (*transsilvanici*) — *Piceetum* Pawl. et Br.-Bl. 1934 em. Borhidi 1957 subass. *myrtilletosum* Borhidi 1957 ist im östlichen und nordöstlichen Teil des Beckens auf den über 1200 m höher Bergkuppen ausdrücklich anwesend (Abb. 5.)

MOLINIO-ARRHENATHEREA Soó 1968

ARRHENATHERETEA Br.-Bl. 1947, 1951

Arrhenatheretalia Pawl. 1928

Arrhenatherion elatioris Br.-Bl. 1925, Pawl. 1928

Arrhenatheretum elatioris (Br.-Bl. 1919) Scherer 1925 *trisetetosum flavescentis* Horvatić 1930, Soó 1957, *Trisetum flavescens* subass. Soó 1927. Erscheint in den Auen der Bächer in der Nähe der Ortschaften. In den Rasen treten die für die meso- und mesohygrophilen Auenweiden charakteristischen Arten *Arrhenatherum elatius*, *Phleum pratense*, *Festuca pratensis* auf. *Trifolium pratense* oder *Geranium pratense* bilden charakteristische Fazies. An weniger feuchten Stellen mit $CaCO_3$-Anlagerungen ist *Heracleum sphondylium* vertreten.

Cynosurion cristati Br.-Bl. et Tx. 1943
(Agrosti-Festucion rubrae Puşcaru-Soroceanu 1956)

In den Karpaten weist der Verband mehrere gut umschriebene Assoziationen auf (JURKÓ). Zwei von ihnen sind im Casin-Becken reichlich entwickelt.

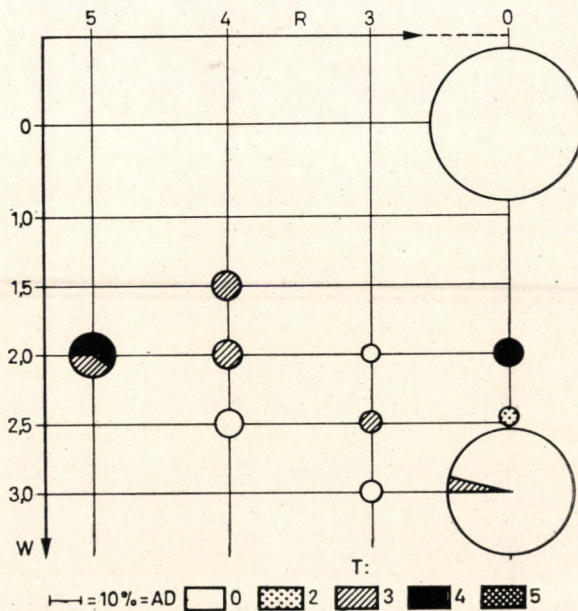



Abb. 4. Das Ökostruktur-Diagramm von *Agrosti-Festucetum rubrae coronilletosum*

1. *Agrosti-Festucetum rubrae* Csűrös-Káptalan 1964 subass. ***coronilletosum*** Jurkó 1969 wird als jene Gesellschaft betrachtet, die den Verband ***Cynosurion*** in niedrigeren Höhen vertritt. Im erforschten Gebiet ist das Vorkommen etwas höher gelegen (700—900 m), doch werden die ökologischen Faktoren der niederen Höhenlagen durch die südliche Exposition und durch die starke Neigung der Standorte kompensiert, für die Entwicklung der Xerophyten und Xero-Mesophyten bestehen somit geeignete Bedingungen. Die Phytozönosen dieser Assoziation haben sich auf einstigen Stellen der Gesellschaft ***Genisto-Quercetum*** entwickelt, so dass sich viele Meso-Xerophyten aus der Krautschicht der Wälder auch in den Rasen erhalten haben. Dieselbe Assoziation wurde unter dem Namen *Agrosti-Festucetum rubrae subxerophilum* Gergely 1964 auch aus anderen Gebieten beschrieben. Das Ökodiagramm der Gesellschaft (Abb. 4.) zeigt uns klar, dass die Mesophyten (W : 3) und die feuchtigkeitsindifferenten Arten (W : 0) auch ein weites Anpassungsvermögen an die

Bodenreaktion (R : 0) besitzen. In dieser Gesellschaft sind aber die Xero-Mesophyten (W : 2) mit grossen Temperatur-Ansprüchen (T : 4) zahlreich. Im floristischen Aufbau der Phytozönosen spiegeln sich offensichtlich die relativ warmen und trockenen Charakterzüge der Standorte.

Intensive und irrationale Beweidung hat das Schütterwerden oder sogar die gänzliche Vernichtung einiger Gramineen mit hohem Futterwert verursacht, der Deckungsgrad der Vegetation sinkt erheblich bis auf 70—60%, und dadurch nimmt die Erodierung ein grösseres Ausmass an.

Eine andere Art der Degradierung dieser Rasen ist die Ausbreitung des *Juniperus communis*, der schliesslich zur Entstehung der Assoziation *Juniperetum communis* aus dem *Prunion spinosae*-Verband führt.

Das Ertragspotential dieser Rasen kann mit höchstem Wirkungsgrad durch Rotföhren-Plantagen bewirtschaftet werden!

2. *Agrosti-Festucetum rubrae montanum* Csűrős et Resmeriță 1960. Eine an Arten sehr reiche Gesellschaft, die ausgedehnte Flächen vor allem im östlichen Teil des Beckens einnimmt, die weniger geneigt sind und vereinzelt Haselsträucher aufweisen (Photo 5 a, b). Diese Rasen sind auf den Platzen der Weissbuchen- und Traubeneichen-Wälder bzw. auf jenen der azidophilen Rotbuchenbestände entstanden. Die Assoziation ist durch die Anwesenheit folgender montaner Pflanzenarten charakterisiert: *Dianthus superbus*, *Gentiana praecox*, *Phyteuma spicatum*, *Alchemilla vulgaris*, *Campanula rotundifolia*, *Ranunculus montanus*, *Centaurea austriaca*, *Platanthera bifolia*. Die Anwesenheit dieser Arten zeigt frisch-feuchte Standorte an. Im Umkreis der Haselsträucher sind Waldrelikte, wie z. B.: *Helleborus purpurascens*, *Symphytum tuberosum*, *Gentiana asclepiadea*, *Lilium martagon*, *Euphorbia amygdaloides*, u. a. häufig anzutreffen.

NARDO-CALLUNETEA Preisg. 1949

Nardetalia (Oberd. 1949) Preisg. 1949

Nardo-Agrostion tenuis Sillinger 1933

1. *Nardo-Festucetum rubrae* Maloch 1932 (*Festuceto* [*rubrae*]-*Nardetum strictae montanum* Csűrös et Resmeriță 1960; *Campanulo* [*abietinae*]- *Nardo-Festucetum commutatae* Boșcaiu 1971). Diese Gesellschaft stellt eine Übergangsphase von der vorangehenden Assoziation zu den montanen Borstgrasrasen dar. Die Phytozönosen gedeihen vorzüglich auf schattigen Hängen (N, NE und NW) an kühleren, feuchten Standorten, die die Ansiedlung und Aufrechterhaltung einiger Arten der hohen Lagen (*Knautia longifolia*, *Scorzonera rosea*, *Achillea lingulata*, *Gentiana praecox*, *Hypochoeris uniflora*, *Ranunculus montanus*) begünstigen. In diesem Rasen treten das Borstgras mit einem hohen

Tabelle 2

Agrosti-Festucetum rubrae Csűrös-Káptalan **1964**, *coronilletosum Jurkó* **1969**

Artenname	A		B		C	
	AD	K	AD	K	AD	K
Mezofile u. indifferente Arten:						
W. 3 **Cynosurion-** u. **Arrhenatherion-** Arten:						
Festuca rubra	2—3	V	+—2—3	V	2—4	V
Achillea millefolium	+—1	V	+	V	+	II
Campanula patula	+	II	+	IV	+	II
Chrysanthemum leucanthemum	+—2	V	+—1	V	+	IV
Plantago lanceolata	+—1	III	+	IV	+	II
Polygala vulgaris	+	II	+	I	+	II
Linum catharticum	+—1	IV	+	III	+	I
Trifolium repens	+	IV	+	I	+	II
Cerastium fontanum ssp. *triviale*	+	II	+	III	+	III
Cerastium fontanum ssp. *triviale*	+	IV	+	III	+	III
Hypochoeris radicata	+—2	IV	+	I	+	V
Centaurium minus	+	V	.	.	+	I
Trifolium campestre	+—1	V	.	.	+—1	IV
Gnaphalium silvaticum	+	II	.	.	.	.
W : O						
Agrostis tenuis	+—4	V	2—4—5	V	2—4	V
Anthoxanthum odoratum	+	II	+—1	IV	+	IV
Trifolium pratense	1—2	III	+—1	IV	+	IV
Briza media	+	II	+	IV	.	.
Campanula rotundifolia	+	I	.	.	.	.
W : 1.5 **Festucetalia-**Arten:						
Centaurea micranthos	+—2	V	.	.	+	II
Trifolium arvense	+—1	III	.	.	+	IV
Festuca rupicola	1	I	.	.	.	.
Veronica orchidea	+	V	.	.	.	.
Calamintha acinos	+	I	.	.	.	.
W : 2						
Medicago falcata	+—2	III	+	I	+	I
Anthyllis vulneraria	+—2	IV	+	II	+	I
Asperula cynanchica	+	IV	+	III	+—2	II
Dianthus carthusianorum	+—2	V	+	III	+	II
Thymus glabrescens	+—2	V	+	I	+	III

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Artenname	A		B		C	
	AD	K	AD	K	AD	K
Scabiosa ochroleuca	+—2	V	+	III	+	I
Coronilla varia	+—2	III	.	.	+	I
Hypericum perforatum	+—	III	.	.	+	III
Fragaria viridis	+	II	.	.	+	II
Trifolium ochroleucum	+—1	V	.	.	+—1	IV
Potentilla argentea	+—1	II	.	.	+	IV
Koeleria macrantha (gracilis)	+—2	V	.	.	+	I
Potentilla thuringiaca	+	II	+	II	.	.
Potentilla patula	+	II	.	.	.	.
Silene nutans	+	III	.	.	.	.
Bupleurum falcatum	+	II	.	.	.	.
Salvia verticillata	2	I	.	.	.	.
Echium vulgare	+	III	.	.	.	.
Seseli annuum	+—1	III	.	.	.	.
W : 2.5						
Filipendula vulgaris	+—1	II	+—1	IV	+	II
Senecio jacobaea	+	V	+	II	+	II
Galium verum	+—2	V	+—1	IV	+	II
Knautia arvensis	+	V	+	III	+	II
Lotus corniculatus	+—1	V	+	V	+	V
Trifolium montanum	+	III	+—1.2	IV	+	III
Genista tinctoria	+	V	+	I	+	III
Helianthemum hirsutum	+	III	+	III	+	II
Pimpinella saxifraga	+—1	IV	+	III	+	V
Peucedanum oreoselinum	+	V	+	III	+	I
Euphrasia stricta	+	II	+	III	+	I
Plantago media	+—2	V	+	III	+	I
Hieracium pilosella	+	II	.	.	+	IV
Leontodon hispidus	+	II	+—1	III	.	.
Viola canina	+—1	IV	+	I	.	.
Daucus carota	+—2	IV	+	I	.	.
Carlina acaulis	+	II	.	.	.	.
Rosa canina	+	III	.	.	.	.
Juniperus communis	+	III	.	.	.	.
Crataegus monogyna	+	II	.	.	.	.

A : 6 Aufnahme aus dem Casin- (Kászon-)Becken
B : 16 Aufn. von I. Gergely (12)
C : 5 Aufn. von M. Ciurchea aus dem Olt-Tal in den Südkarpaten

AD-Wert (3, 3—4) und andere azidophile Arten (*Antennaria dioica*, *Viola canina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Luzula albida* usw.) auf.

2. *Nardetum strictae montanum* Sillinger 1933, Domin subass. *reg. siculum* Resmeriță et Csűrös 1963 verkörpert den Grossteil der Rasen aus dem Casin-Becken. Durch die Wechselnützung der Rasen (1 Jahr Mahd, 1 Jahr Weide)

Abb. 5. a. *Agrosti-Festucetum rubrae-* und *Nardo-Festucetum rubrae*-Wiesen mit einzelnen *Corylus avellana* und *Quercus robur*-Exemplaren durchsetzt; die Wiesen erreichen die Fichtenwälder am Kopácság-Berg; b. — Idem auf dem Répát-Berg; c. Erodiertes Gelände im Tal des Vágás-Baches. Im Vordergrund kultivierte Land; d. Überreste der Genisto-Quercetum-Wälder und *Agrosti-Festucetum rubrae coronilletosum*-Rasen im Veszes-Tal

und wahrscheinlich auch wegen des schieferigen Muttergesteins, das die Durchlüftung des Bodens ermöglicht, unterscheiden sich diese Rasen von anderen Borstgrasbeständen aus Rumänien (*Nardetum strictae bihatricum*, *Nardetum strictae marmarossicum*) durch die äusserst grosse Zahl der Bestandsarten. (20, 26).

Die Gesellschaft ist ausserdem noch gekennzeichnet 1. durch das Vorhandensein der subalpinen Arten *Thesium alpinum*, *Gymnadenia albida*, *Ranunculus montanus*, *Achillea lingulata*, *Scabiosa lucida*, *Anemone narcissiflora*, usw., 2. durch die montanen Meso-Hygrophyten, wie *Potentilla erecta*, *Dianthus superbus*, *Trollius europaeus*, *Veratrum album*, *Gentiana asclepiadea*, *G. praecox*, *Botrychium lunaria* und viele Orchideen: *Gymnadenia conopea*, *Dactylorrhiza maculata*. *Traunsteinera globosa*, *Platanthera bifolia*, u. a. 3.

durch die grosse Abundanz und Stetigkeit der azidophilen Arten *Luzula albida*, *Viola canina* (K : V), *Antennaria dioica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Campanula rotundifolia*, *Veronica officinalis* und 4. durch die zahlreichen Fabaceen-Arten *Trifolium pannonicum*, *T. montanum*, *T. alpestre*, *T. pratense*, *T. repens* (K : III–V).

Hygronardetum montanum entwickelt sich unter reicheren Feuchtigkeitsbedingungen, die durch *Carex pallescens*, *C. flava*, *Juncus conglomeratus*, *J. rochelianus*, *J. atratus*, *Deschampsia caespitosa*, *Lychnis flos-cuculi*, *Lysimachia vulgaris*, usw. angezeigt werden. Es ist wenig verbreitet.

Caricetum echinatae ist durch verarmte Fragmente auf kleineren Flächen im Westen des Beckens vertreten.

Aus den durchgeführten Forschungen geht hervor, dass für eine Steigerung der landwirtschaftlichen und forstlichen Nutzung eine Bewaldung insbesonders der erodierten und der von *Agrosti-Festucetum rubrae* subass. *coronilletosum* eingenommenen Flächen durch Rotföhren-Plantagen zu empfehlen wäre. Die Rasen ihrerseits können durch eine Umwandlung der Borstgrasbestände in solche mit *Festuca rubra* und *Agrostis tenuis* verbessert werden.

LITERATUR

1. Beldie Al.—Diboru Gh. (1967): Asociatiile vegetale din Carpatii Romaniei, Communis. de Botan. **6**, Bucureşti.
2. Borhidi A. (1971): Die Zönologie der Fichtenwälder der Ost- und Südkarpaten, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **17**, Nr. 3—4, Budapest.
3. Borza Al.—Boşcaiu N. (1965): Introducere in studiul covorului vegetal Bucureşti.
4. Boşcaiu N. (1971): Flora şi vegetaţie muntilor Tarcu, Godeanu si Cernei, Bucureşti.
5. Buia Al. (1963): Les associatione a Nardus stricta de la R.P.R. Revue de Biol. **8**, Nr. 2. Bucureşti.
6. Csűrös-Káptalan M. (1958): Adatok a Kászoni-medence gombaflórájának ismeretéhez. Studia Univ. V. Babeş et Bolyai **3**, Nr. 7. Ser. II. fasc. 2. Cluj.
7. Csűrös Şt. et Resmeriţă I. (1960): Studii a supra pajistilor de Festuca rubra L. din Transilvania. Contr. Bot. Cluj.
8. Csűrös Şt. et Resmeriţă I. (1961): Procesul evolutiv al pajistilor de Festuca rubra din Transilvania. Studii si cerc. de biol. ser. Biologie vegetala **13**, Nr. 2.
9. Csűrős Şt. (1964): Über die Nardo-Calluneten aus Siebenbürgen (Rumänien). Archiv für Naturschutz IV. 3. Berlin.
10. Ellenberg H. (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen, Stuttgart.
11. Gergely I. (1968): Flora şi vegetaţie padurii Sloboda-Aiud, Contr. Bot. Cluj.
12. Gergely I. (1969): Pajisti mezofila din partes nordica a Muntilor Trascaului. Contr. Bot. Cluj.
13. Jurko A. (1969): Syntaxonomische Revision der Gesellschaften des Cynosurion-Verbandes in den Rumänischen Karpaten. Acta Botanica Croatica **28**, Zagreb.
14. Jurko A. (1969): Übersicht über die Pflanzengesellschaften des Cynosurion-Verbandes in den Karpaten. Vegetatio **18**, 1—6, Den Haag.
15. Keller J. (1944): Adatok és megjegyzések a Székelyföld flórájához. Scripta Bot. Mus. Transsilvanica **3**, 82—90.
16. Petcuţ, M. (1957): O statiune de stejar (Quercus robur L.) la altitudini mari in etajul răşinoşselor. Communic. Acad. R.P.R. Tom. **7**, Nr. 4. Bucureşti.
17. Pop E. (1937): Semnalari de tinosve şi de plante de mlastini din Romania. Bul. Grad. Bot. Cluj. Vol. **17**, Nr. 3—4.
18. Pop E. (1960): Mlastinile de turbă din R.P.R. Bucureşti.

19. Pop I. (1971): Vegetaţia dealurilor de la Baia de Arieş (jud. Alba) cu unele consideratii fitocenologice comparative asupra gorunetelor acidofile din Romănia, Contrib. Bot. Cluj.
20. Resmeriţă I. et Colab. (1963): Contributii la studiul biologic, fitocenologic si agrotehnic al nardetelor din Transilvania. Comunicari de Botanica, Bucureşti. Vol. **2,** p. I-a.
21. Soó R. (1944): Über die Pflanzengesellschaften des Szeklerlandes (Ostsiebenbürgen) Cluj, Kolozsvár.
22. Soó R. (1964): Die regionalen Fagion-Verbände und Gesellschaften Südosteuropas, Budapest.
23. Soó R. (1968): Neue Übersicht der höheren zönologischen Einheiten der ungarischen Vegetation, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **14,**
24. Soó R. (1969): Die Fagion Dacicum-Wälder in Rumänien. Revue Roumaine de Biologie, Ser. Botanique, T. **14,** Nr. 1. Bucureşti.
25. Soó R. (1964, 1970): A magyar flóra és vegetáció rendszertani és növényföldrajzi kézikönyve, Budapest, I—IV.
26. Ujvárosi M. (1949): A hargitai Tolvajos hágó környékének növényzeti viszonyai. Borbásia **9,** Nr. 3—5 Budapest.
27. Vasilescu Al. et colab. (1968): Harta geologică a R. S. România, fila **20,** 21.
28. Zólyomi B. (1964): Methode zur ökologische Charakterisierung der Vegetationseinheiten und zum Vergleich der Standorte. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. T. **10,** Budapest.
29. Zólyomi B. et colaboratores. (1966): Einreihung von 1400 Arten der ungarischen Flora in ökologischen Gruppen nach TWR-Zahlen. Fragmenta Botanica Mus. Hist. Nat. Hung. T. **4,** f. 1—4.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 73—79 (1973)

PRELIMINARY NOTES ON THE SUBTRIBE CENTAUREINAE

By

J. DOSTÁL

PRAHA

(Received: January 1, 1973)

The present paper deals with the taxonomy of the subtribe *Centaureinae* (fam. *Asteraceae*): the author divided this subtribus into 51 genera. The types and some other data of these genera are added.

The taxonomy of the subtribe *Centaureinae* is made difficult by the relative uniformity of the floral characters and by variability of the vegetative organs. The main guide for the systematic arrangement of the genera is the presence of assumed primitive characters in the oldest taxa, e. g. suffruticulous, woody at the base, leaves not divided, not decurrent, heads great, bracts large, relatively thick at base, with indistinct, not divided appendages, florets relatively large, corollas 5-fide, achens large, each with a paleaceous pappus. The delimination of genera is also very difficult and dependent on the opinion of the taxonomist, because to elect a certain group of characters for a delimitation of genera from the set of all taxonomic important characters of species of this subtribus is almost impossible. With regard to the geographical areas, to the evolution, to the trends of variability, to the karyotypes, to the homogenity and also to the complex of morphological as well as anatomical characters respectively, the following distribution of the subtribus in small genera is presented.

I have used the morphology of pollen grains as a basis for the inner taxonomy of the subtribus, because WAGENITZ (1955) has discovered a very interesting and important feature, i. e. that there are 7 main forms of pollen grains, which are in close relation to the evolution, morphology, as well as to the karyotype and phytogeography of the groups concerned. I have classified groups of indentical pollen grain-type according to the morphology of fruits (as has been elaborated by DITTRICH) and of the involucral bracts and their appendages, as well as according to the habits of plants. The total habitus is a very important character, its evolution is in accordance with the evolutionary morphology of the different organs.

Asteraceae — tribus *Cardueae* Melchior in Engl. Syl., Pfl.-Fam., ed **12**, 2: 494 (1964). — Typ.: *Carduus* L. — Subtribus *Centaureinae* Hoffm. in Engl. et Prantl Nat. Pfl.-Fam. **4/5** : 329 (1893). — Typ.: *Centaurea* L.

§ 1. Pollen type "*Serratula*" (Wagenitz 1955)

1. **Centaurodendron** Johow in Svenska Vet. Ak. Handl. **51:** 57 (1914). — Typ.: *Centaurodendron dracaenoides* Johow ib. (1914). — Spec. 2. — Insula Juan Fernandez

2. **Palaeocyanus** Dostál nom. n., stat. n. — Bas.: *Centaurea* sect. *Palaeotypus* Nyman Consp. **2:** 420 (1879) in nota cum? — Typ.: *Centaurea crassifolia* Bertol. in Ann. St. nat. Bologna **2:** 359 (1829) ≡ *Palaeocyanus crassifolius* (Bertol). Dostál comb. n. — Spec. 1 — Insula Melita

3. **Cheirolephus** Cass. Dict. **50** : 247 (1827). — *Centaurea sempervirens* L. Sp. pl. 913 (1753) — *Cheirolophus sempervirens* (L.) Pomel (Nouv. mat. fl. Atl. **32** (1874). — Spec. 15. — x = 12,15. — Europa austro-occ., ins. Canarienses

4. **Serratula** L. — Typ.: *Serratula tinctoria* L. Sp. pl. 816 (1753). — Spec. 67. — x = 11, 12, 13, 14, 15, 16. —Eurasia, Africa borealis

5. **Rhaponticum** Ludwig Inst. reg. veg., ed. **2** : 123 (1757). — Typ.: *Centaurea rhapontica* L. Sp. pl. 915 (1753) ≡ *Rhaponticum scariosum* Lam. Fl. Fr. **2** : 38 (1778). — Spec. 23. — x = 12, 13, 14. — Eurasia

6. **Synurus** Iljin in Not. system. herb. Inst. Ac. Leningrad **6**/2 : 35 (1925). — Typ.: *Onopordon deltoides* Aiton Hort. Kew. **3**.: 146 (1789) = *Synurus deltoides* (Aiton) Nakai Koryo Sikensis no Japan 64 (1927). — Spec. 1. — x = 13 — Asia orient.

7. **Leuzea** DC. Fl. Fr. **4** : 109 (1805). — Typ.: *Centaurea conifera* L. Sp. pl. ed. 2 : 1294 (1763) ≡ *Leuzea conifera* (L.) DC. in Ann. Mus. Nat. Paris **16/2** : 22 (1810) — Spec. 4. — x = 9, 13. — Mediterraneum occ.

8. **Tricholepis** DC. in Guill. Arch. bot. **2** : 231 et 515 (1833) et Prodr. **6** : 563 (1838). — Typ.: *Tricholepis furcata* DC. in Deless. Ic. select. 4 : 74 (1839) et Prodr. **6** : 563 (1837). — Spec. 15 — x = ? — Asia

9. **Plectocephalus** D. Don in Sweet Brit. fl. gard., ser. **2** : 51 (1796). — Typ.: *Centaurea americana* Nutt. in Journ. Ac. Philad. **1821** : 117 (1821) = *Plectocephalus americanus* (Nutt.) D. Don in Sweet l. c. 51 (1796). — Spec. 8. — x = 11 — America, Africa

10. **Callicephalus** C. E. Meyer Verz. 66 (1831). — Typ.: *Centaurea nitens* Bieb. in Willd. Sp. pl. **3/3** : 2305 (1803) = *Callicephalus nitens* (Bieb.) C. A. Meyer Verz. 66 (1831). — Spec. 1 — x = ? — Asia

11. **Plagiobasis** Schrenk in Bull. Ac. phys.-mat. sc. St. Petersb. **3/7**: 108 (1845). — Typ.: *Plagiobasis centauroides* Schrenk l. c. 109 (1845) = *Plagiobasis dshungaricus* Iljin in Bull. Jard. bot. Ac. sc. Urss **30** : 357 (1931, ed. 1932). — Spec. 1 — x = ? — Asia centr.

12. **Russovia** C. Winkler in Acta horti Petropolitani 11/2 : 281 (1892) emend. Czerepanov in Fl. Turkest. **7** : 252 (1960). — Typ.: *Serratula sogdiana* Bunge Pl. Lehmann. in Mém. Ac. sc. St. Petersb. 7 : 367 (1851) ≡ *Russovia*

sogdiana (Bunge) Fedtschenko Pereč. rast. Turkest. **4** : 267 (1911). — Spec. 1 — x = ? — Asia centr.

13. **Syreitschikovia** Pavlovski in Fedde Rep. **31** : 192 (1933). — Typ.: *Serratula tenuifolia* Bong. in Bull. Ac. sc. St. Petersb. **8** : 340 (1841) ≡ *Syreitschikovia tenuifolia* (Bong.) Pavlovski in Fedde Rep. 31 : 192 (1933). — Spec. 2 — x = ? — Asia Centr.

14. **Cyanastrum** Cass. Dict. 44 : 39 (1826). — Typ.: *Centaurea muricata* L. Sp. pl. 918 (1753) ≡ *Cyanastrum muricatum* (L.) Dostál in Acta Univ. Olomuc. Fac. rer.-nat. **31** : 26 (1969). — Spec. 1 — x = ? — Hispania, Africa boreal.

15. **Amberboa** (Pers.) Less. Syn. Compos. 8 (1832) nom. Cons. — Typ.: *Centaurea moschata* L. Sp. pl. 909 (1753) excel. *β amberboi* ≡ *Amberboa moschata* (L.) DC. Podr. **6** : 559—600 (1838) emend. Tzvelev in Fl. Urss **28** : 325 (1963). — Spec. 7 — x = 8 — Asia, Europa austro-or.

16. **Volutarella** Cass. Dict. **44** : 39 (1826). — Typ.: *Centaurea lippii* L. Sp. pl. ed. 2 : 1286 (1763) ≡ *Volutarella lippii* (L.) Cass. Dict. **44** : 39 (1826). — Spec. 7 (?11) — x = 8,9 — Mediterraneum.

17. **Goniocaulon** Cass. in Bull. Soc. philom. Paris 34 (1817) et Dict. 19 : 201 (1820). — Typ.: *Centaurea indica* Less. in Linnaea **14** : 84 (1831) ≡ *Goniocaulon indicum* (Less.) Dostál in Acta Univ. Olomuc. fac. rer.-nat. **31** : 28 (1969). — Spec. 3 — x = ? — India

18. **Mantisalca** Cass. in Bull. Soc. philom. Paris 142 (1818) p. p. et Dict. 29 : 80 (1825). — Typ.: *Centaurea salmantica* L. Sp. pl. ed. 2 : 1299 (1763) ≡ *Mantisalca salmantica* (L.) Briq. et Cavill. in Arch. Sc. Phys. — nat. Genève, ser. 5, **12** : 111 (1930). — Spec. 4 — x = 9, 10, 11 — Mediterraneum centr. et occid.

19. **Acroptilon** Cass. Dict. 50 : 464 (1827). — Typ.: *Centaurea repens* L. Sp. pl. ed. 2 : 1293 (1763) ≡ *Acroptilon repens* (L.) DC. Prodr. **6** : 663 (1838) amplif. Dostál. — Spec. 2 — x = 13 — Europa orient. et Asia occid.

20. **Phalacrachaena** Iljin in Not. system. Herb. Inst. Ac. sc. Leningrad **7/3** : 51 (1937). — Typ.: *Centaurea inuloides* Fisch. ex Janka in Oest. bot. Zeitschr. 32 : 280 (1882) ≡ *Phalacrachaena inuloides* (Fisch. ex Janka) Iljin l. c. 51 (1937). — Spec. 2 — x = ? — Europa austr., Asia occid. et centr.

§ 2. Pollen type "*Centaurium*" (Wagenitz 1955)

21. **Centaurea** L. Sp. pl. 909 (1753) pro min. p. — Typ.: *Centaurea centarium* L. Sp. pl. 910 (1753). — Spec. 25 — x = 15 — Eurasia

22. **Stizolophus** Cass. Dict. 44 : 35—36 (1826). — Typ.: *Centaurea balsamita* Lam. Enc. méth., Botan. **1** : 667 (1783) ≡ *Stizolophus balsamita* (Lam.) Cass. ex Tachtadjan et Fedtsch. Fl. Jerevana 329 (1945). — Spec. 5 — x = 12, 13 — Asia occid. et centr.

§ 3. Pollentype "*Crupina*" (Wagenitz 1955)

23. **Crupina** Cass. Dict. **12** : 67 (1819). — Typ.: *Centaurea crupina* L. Sp. pl. 909 (1753) = *Crupina vulgaris* Pers. ap. Cass. Dict. **12** : 68 (1819). — Spec. 4 — x = 14, 15 — Eurasia, Africa borealis

§ 4. Pollen type "*Scabiosa*" (Wagenitz 1955)

24. **Colymbada** Hill. Veg. syst **4** : 31 (1762) p. p. em. Holub in Preslia 44 : 217 (1972). — *Sagmen* Hill. l. c. 35 (1762) p.p. — Typ.: *Centaurea collina* L. Sp. pl. 918 (1753) ≡ *Colymbada collina* (L.) Holub in Folia phytotaxon. geob. **7** : 315 (1972). — Spec. 113 — x = 9, 10, 11, 12, 15 — Eurasia, Africa borealis.

25. **Stephanochilus** Coss. et Durieu Pl. Alger. exsicc. ex Benth. in Benth. et Hook. f. Gen. pl. **2** : 477 (1873). — Typ.: *Centaurea omphalodes* Coss. et Durieu in Bull. Soc. bot. France **42** : 397 (1875). ≡ *Stephanochilus omphalodes* (Coss. et Durieu) Coss. et Durieu Fl. Alger. exsicc. ex Benth. in Benth. et Hook. f. Gen. pl. 477 (1873). — Spec. 1 — x = ? Africa borealis

§ 5. Pollen type "*Jacea*" (Wagenitz 1955)

26. **Grossheimia** Sosnovski et Takhtajan in Doklady Ak. n. SSSR **2/1** : 22 (1945). — Typ.: *Centaurea macrocephala* Muss.-Puschk. ex Willd. Sp. pl. **3/3** : 2298 (1903) ≡ *Grossheimia macrocephala* (Muss.-Puschk.) Sosnovski et Takhtajan in Doklady Ak. n. SSSR 2/1 : 23 (1945). — Spec. 2 — x = 9 — Asia Minor et Caucasus.

27. **Chartolepis** Cass. Dict. **44** : 36 (1826). — Typ.: *Centaurea glastifolia* L. Sp. pl. 915 (1753) ≡ *Chartolepis glastifolia* (L.) Cass. Dict. **54** : 492 (1829). — Spec. 4 — x = 9, 12 — Eurasia

28. **Wagenitzia** Dostál gen. n. — Rhizoma polycephalum, crassum; caulis basi foliis emortuis obtectus; folia elevatim venulosa, apice spinuloso mucronata; anthodia medicora, involucra ovoidea, bracteae apice spinosae spinis basi fere palmato spinulosis; corollae luteae; achaenia compressa, pappus duplex, setis scabris. — In honorem cl. prof. GERH. WAGENITZ in taxonomia generis *Centaurea* investigatoris celeberrimi dedicatum. — Typ.: *Centaurea lancifolia* Sieb. ex Spreng. Syst. veg. **3**:405 (1826) ≡ *Wagenitzia lancifolia* (Sieb. ex Spreng.) Dostál comb. n. — Spec. 3 — x = ? Insula Creta et Samos, Asia Minor (et? Africa boreal.)

29. **Tomanthea** DC. Prodr. **6** : 564 (1838), amplif Takhtajan in Trudy molod. naučn. rabotn. Armjans. Ak. N. SSSR **1939** : 240 (1939) et Czerepanov in Not. system. herb. Inst. bot. Ak. Sc. Leningrad **20** : 472 (1966). — Typ.: *Tomanthea aucheri* DC. Prodr. **6** : 564 (1838) — Spec. 7 — x = 9 — Asia occid. et centr.

30. **Paraphysis** (DC.) Dostál stat. n. — Basion: *Amberboa* sect. Paraphysis DC. Prodr. 6:560 (1838). — Typ.: *Amberboa decurrens* DC. Prodr. 6 : 560

(1838) — *Paraphysis decurrens* (DC.) Dostál comb. n. — Spec. 1 — x = ? — Asia Anterior

31. **Erinacella** (Rechinger f.) Dostál stat. n. provis. — Basion.: *Centaurea* sect. *Erinacella* Rechinger f. in Oest. bot. Zeitschr. **97**: 258 (1950). — Typ.: *Centaurea erinacella* Rechinger f. l. c. 263 (1950) — *Erinarella rechingeri* Dostál nom. n., comb. n. — Spec. 1 — x = ? Persia

32. **Ptosimopappus** Boiss. Voy. bot Espagne 2 : 759 (1845). — Typ.: *Ptosimopappus bracteatus* Boiss. Diagn. ser. 1, 10 : 104 (1849). — Spec. 1 — x= = ? — Asia Minor

33. **Microlophus** Cass. Dict. **44** : 37 (1826). — Typ.: *Centaurea behen* L. Sp. pl. 914 (1753) ≡ *Microlophus behen* (L.) Takhtajan in Takhtajan et Fedtsch. Fl. Jerevan 326 (1945). — Spec. ca 20. — x = 8 — Europa austro-orient., Asia occid. et centr.

34. **Cynaroides** (Boiss). Dostál stat. n. — Basion.: *Centaurea* sect. *Cynaroides* Boiss. ex Walp. Repert. bot. syst. **6**: 300 (1846). — Syn.: *Centaurea* sect. *Cynaropsis* Wagenitz in Willdenowia **2**: 472 (1960). — Typ.: *Centaurea regia* Boiss. Diagn. ser. 1, **6**: 135 (1845) ≡ *Cynaroides regia* (Boiss.) Dostál comb. n. — Spec. 27 — x = ? — Europa austro-or. Asia occid.

35. **Acosta** Adans. Fam. pl. **2** : 117 (1763), non all. — Syn.: *Acrolophus* Cass. Dict. **44** : 253 (1826); *Spilacron* Cass. ib. 50 : 238 (1827). — Typ.: *Centaurea spinosa* L. Sp. pl. ed. 2 : 1290 (1763) ≡ *Acosta spinosa* (L.) Scopoli Inst. hist. nat. 124 (1772). — Spec. ca 80. — x = 9, 13 — Eurasia, Africa borealis

36. **Zoegea** L. Mant. pl. 15 (1767). — Typ.: *Zoegea leptaurea* L. Mant. pl. 117 (1767). — Spec. 7 — x = ? — Arabia, Asia occid. et centr.

37. **Oligochaeta** (DC.) C. Koch in Linnaea **17** : 42 (1843). — Basion.: *Serratula* sect. *Oligochaeta* DC. Prodr. **6**: 671 (1838). — Typ.: *Serratula divaricata* Fisch. et Meyer Ind. sem. horti bot. Petropol. **1** : 37 (1835) ≡ *Oligochaeta divaricata* (Fisch. et Meyer) C. Koch l. c. 43 (1843). — Spec.3 — x = 12 — Asia occid. centr., India boreal.

38. **Schischkinia** Iljin in Fedde Rep. **38** : 73 (1935). — Basion.: *Microlonchus* sect. *Leucocentra* Bunge Del.sem. horti bot. Dorpat. 8 (1843) et in Linnaea 18 : 155 (1844). — Typ.: *Microlonchus albispinus* Bunge l. c. 8 (1843) ≡ ≡ *Schischkinia albispina* (Bunge) Iljin l. c. 73 (1935). — Spec. 1 — x = ? — Asia Anter. et centr.

39. **Calcitrapa** Adans. Fam. pl. **2** ; 116 (1763) s. l. em Dostál — Typ.: *Centaurea calcitrapa* L. Sp. pl. 917 (1753) ≡ *Calcitrapa stellaris* Hill Herb. Brit. **1** : 76 (1769). — Spec. 58 (—70 ?) — x = 8, 9, 10, 11, 12, 13 — Eurasia, Africa boreal.

40. **Melanoloma** Cass. Dict. **29** : 472 (1823). — Typ.: *Centaurea pullata* L. Sp. pl. ed. 2 : 1288 (1763) = *Melanoloma pullatum* (L.) Cass. l. c. 472—473 (1823) em. Boiss. Fl. Or. **3** : 704 (1875). — Spec 3 — x = 11 — Mediterraneum

41. **Ammocyanus** (Boiss.) Dostál stat. n. — Basion.: *Centaurea* sect. *Ammocyanus* Boiss. Fl. Or. **3**: 617 et 639 (1875). — Typ.: *Centaurea ammocyanus* Boiss. Diagn. ser. 1, **10**: 109 (1849) ≡ *Ammocyanus arabicus* Dostál nom. n. — Spec. 3 — x = ? — Arabia, Asia Minor et Anterior

42. **Hyalea** (DC.) Jaub. et Spach Ill. pl. Orient. **3** : 19 (1847) p. p. Basion.: *Centaurea* sect. *Hyalea* DC. Prodr. **6** : 565 (1838). — Syn.: *Eremopappus* Takhtajan in Doklady Ak. N. Armjans. SSr. **2/1** : 26 (1945). — Typ.: *Centaurea pulchella* Ledeb. Icon. pl. fl. Ross. **1** : 22 (1829) ≡ *Hyalea pulchella* (Ledeb.) C. Koch in Linnaea **24** : 418 (1851). — Spec. 3 — x = 9 — Asia occid. et centr.

43. **Jacea** Miller Gardn. dict., abridge ed. 4. (1754) p. p., em. Dostál — Typ.: *Centraurea jacea* L. Sp. pl. 914 (1753) ≡ *Jacea pratensis* Lam. Fl. Fr. **2** : 38 (1778), non *Centaurea pratensis* Thuill. — Spec. 42 — x = 11 —Eurasia, Africa borealis

§ 6. Pollen type "*Dealbata*" (Wagenitz 1955)

44. **Aetheopappus** Cass. Dict. **50** : 250 (1827). — Typ.: *Centaurea pulcherrima* Wild. Sp. pl. 3/3 : 2298 (1803) ≡ *Aetheopappus pulcherrimus* (Willd.) Cass. Dict. **51** : 52 (1827). — Spec. 3 — x = 12 (?10) — Asia Minor, Caucasus, ?Africa borealis

45. **Psephellus** Cass. Dict. **43** : 488 (1826) emend. Dostál — Typ.: *Centaurea dealbata* Wild. Sp. pl. **3/3** : 2295 (1803) ≡ *Psephellus dealbatus* (Willd.) C. Koch in Linnaea **24** : 438 (1851). — Spec. 32 — x = 12, 15, (?13) Asia Minor, Tauria, Caucasus

46. **Heterolophus** Cass. Dict. **50** : 250 (1827). — Typ.: *Centaurea sibirica* L. Sp. pl. 913 (1753) ≡ *Heterolophus sibiricus* (L.) Cass. Dict. **50** : 250 (1827). — Spec. 28 — x = 9, 10 — Eurasia.

47. **Odontolophus** Cass. Dict. **50** : 252 (1827) s. l., amplif. Dostál — Typ.: *Centaurea trinervia* Steph. ex Willd. Sp. pl. **3/3** : 2301 (1803) ≡ *Odontolophus trinervius* (Steph.) Dostál comb. n. — Spec. 16 (—17 ?) — — x = (8 ?), 12, 13 — Eurasia

§ 7. Pollen type "*Cyanus*" et "*Montana*" (Wagen'tz 1955)

48. **Cyanus** Miller Gard. dict., abridge ed. 4. (1754) p. p. emend. Dostál. — Typ.: *Centaurea cyanus* L. Sp. pl. 911 (1753) ≡ *Cyanus segetum* Hill. Veg. syst. **4** : 29 (1762) — Spec. 22 — x = 8?, 9, 10, 11, 12 — Eurasia, Africa boreal.

§ 8. Pollen type of other kinds

49. **Cnicus** L. Sp. pl. 826 (1753). — Type.: *Cnicus benedictus* L. Sp. pl. 826 (1753). — Spec. 1 — x = 11 — Eurasia

50. **Carthamus** L. Sp. pl. 820 (1753) — Typ.: *Carthamus tinctorius* L. Sp. pl. 830 (1753). — Spec. 20—21(?) — x = 8?, 10, 11, 12, — Eurasia et Africa boreal. et Abysinia

51. **Carduncellus** Adans. Fam. pl. **2** : 116 (1763). — Typ.: *Carthamus carduncellus* L. Sp. pl. 831 (1753) ≡ *Carduncellus monspeliensium* All. Fl. Pedem. **1** : 154 (1755). — Spec. 11 — x = 12 Mediterraneum

Nota: This study was originally written as an introduction to my nomenclatorical commentary to my manuscript of *Centaureinae* for Flora Europaea, but it cannot be published in the Botanical Journal of the Linnean Society London until the editorial arrangement of the whole family is finished. The multiplied manuscript of this part of Flora Europaea was sent to the regional advisors of Flora Europaea in December 1971. In these materials I have divided the Linnean genus *Centaurea* into 27 European genera and I have used the name *Sagmen* Hill for the genus typified by *Centaurea scabiosa* L. In July 1972, J. Holub published an article in Preslia **44** : 215 (1972), where he used the name *Colymbada* Hill for the genus containing *Centaurea scabiosa* L. My binomes with *Sagmen*, which I used in the revision-labels in different herbaria, are, therefore, invalid.

During the time, when the multiplied copies of my manuscript for Flora Europaea were distributed to the regional advisors, two articles containing lists of new nomenclatural combinations with the generic names which I used in the above mentioned manuscripts have been published (J. Soják and J. Holub). Since these combinations are validly published and have therefore priority before my combinations used in the multiplied copies of my manuscript, all these names, used by me in the revision-labels in the major herbaria, should be ascribed to these authors, respectively, and not to me.

REFERENCES

1. Dittrich M. (1968): Karpologische Untersuchungen zur Systematik von Centaurea und verwandten Gattungen. Bot. Jahrb. **88,** 70—122.
2. Dittrich M. (1968): Morphologische Untersuchungen an den Früchten der subtribus Cardueae-Centaureinae (Compositae). Willdenowia **5,** 67—107.
3. Holub J. (1972): On the correct generic names of Acrocentron Cass. and Acrolophus Cass. (Centaurea L.). Preslia (Praha) **44,** 215—218.
4. Holub J. (1972): New nomenclatural combinations in Centaureinae (Asteraceae). Folia geobot. phytotaxon. Praha **7,** 313—316.
5. Soják J. (1972): Nomenklatorische Bemerkungen (Phanerogamae). Journ. Mus. Nat. (Hist.-nat.) Praha **140,** 127—134.
6. Wagenitz G. (1955): Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung Centaurea L. Flora 213—279.
7. Wagenitz G. (1960): Centaurea L. sect. Cynaropsis, eine neue Section der Gattung aus Vorderasien. Willdenowia **2,** 469—494.
8. Wagenitz G. (1962): Die Gattung Oligochaeta (DC.) Koch. Veröffentl. Geobot. Inst. Eidg. Techn. Hochschule, Stift. Rübel, Zürich, **37,** 315—329.
9. Wagenitz G. (1963): Die Eingliederung der Phaeopappus-Arten in das System von Centaurea. Bot. Jahrb. **82,** 137—215.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1–4), pp. 81–92 (1973)

CYTOTAXONOMIE DE QUELQUES OROPHYTES DES ABRUZZES

Par

C. FAVARGER

INSTITUT DE BOTANIQUE, UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL, SUISSE

(Reçu: le 1er Janvier 1973)

The chromosome numbers of 35 taxa belonging to the orophilous flora of the Abruzzi have been determined. Twenty-three of those numbers have been reported for the first time or are different from those which have been counted by other authors.

The most interesting results concern the genera *Thesium* and *Carduus* and also the endemic species: *Trisetum villosum, Brassica gravinae, Carduus chrysacanthus.* The percentage of diploid taxa is high, which gives the evidence of the antiquity of this orophilous flora. A certain amount of taxa are of alpic origin (for ex. *Sedum atratum*) and the opinion of the author is that they have migrated in the Abruzzi at the time of the glacial periods (cf. FAVARGER 1972a).

Introduction

La flore orophile de l'Apennin central a été peu étudiée jusqu'ici au point de vue cytologique. Dans une publication récente (FAVARGER 1972a) nous avons examiné quelques populations centre-italiennes d'espèces orophiles à vaste répartition géographique (*Leucanthemum* grex *vulgare*, *Erysimum* grex *silvestre*, *Cerastium* grex *arvense* et *Sempervivum arachnoideum*), et dans un autre travail (FAVARGER 1972b) nous nous sommes intéressé au groupe du *Cerastium tomentosum* L. D'autre part, KÜPFER (1972) a publié une intéressante étude sur *Saxifraga tridens* et *Ptilotrichum rupestre*. Nous nous proposons de présenter ici les résultats de nos investigations sur un certain nombre d'espèces caractéristiques de la flore de l'Apennin central, récoltées pour la plupart lors d'un voyage d'étude aux Abruzzes, de l'Institut de Botanique de Neuchâtel en 1971.

C'est un grand honneur pour nous de dédier ce travail à l'éminent taxonomiste et phytogéographe qu'est le Professeur R. de Soó. Qu'il veuille bien l'accepter comme un hommage à sa personne et à ses travaux.

Matériel et méthodes

Le matériel qui sert de base à la présente ét ude a été, en grande partie, fixé sur place dans l'Apennin central par l'auteur. D'autres espèces ont été cultivées au jardin botanique de Neuchâtel, soit à partir de graines récoltées aux Abruzzes par le collecteur de graines de l'Institut de Botanique, M. E. SENAUD, soit à partir de plantes vivantes récoltées en 1971

Tableau 1

Taxon	Localité et station	Altitude	N	2N	Observations
1.* *Trisetum villosum* Schult.	Mte Porche, rochers calcaires	2000 m	—	14	8M + 6m; 2 chromosomes à satellite.
2.* *Festuca dimorpha* Guss.	Portella (Gran Sasso), éboulis calcaires.	2200 m	14	—	
3. *Crocus albiflorus* Kit.	Pied du Corno Grande; combe à neige.	2300 m		8	4 m + 4 sm
4.* *Thesium parnassi* DC.	Sommet du Corno Grande. Fentes de rocher.	2900 m		14	
5. *Th. linophyllum* L.	Arête du Mte Morrone	1800 m	12		
6. *Th. linophyllum* L.	Entre Fenestrelle et Pragelato. Garrique de montagne.	1400 m		24	
7.* *Th. bavarum* Schrank	St Dalmas de Tende. Rochers calcaires.	ca 700 m		16	
8. *Minuartia verna* (L.) Hiern	Sur Campo Imperatore	2100 m		24	
9. *M. verna* (L.) Hiern.	Sur Assergi. Lieu graveleux.	1580 m		24	
10.* *M. graminifolia* (Ard.) Jáv. ssp. *rosani* (Ten.) Mattf.	Arête du Mte Morrone	1800 m		32	
11.* *Silene saxifraga* L. var. *parnassica* (Boiss. et Spr.) Fiori	Gran Sasso	2200 m		24	
12. *Silene roemeri* Friv.	Gran Sasso	2300 m	12		
13. *Drypis spinosa* L. var. *linnaeana* (Murb. et Wettst.) Fiori	Mte Amaro	2050 m	30		
14.* *Barbarea bracteosa* Guss.	Gran Sasso	2800 m	8		
15.* *Brassica gravinae* Ten.	Mte Morrone	1800 m		20	
16.* *Isatis alpina* Vill. var. *apennina* Ten.	Gran Sasso	2650 m		14	
17.* *Ranunculus brevifolius* Ten.	Portella (Gran Sasso). Eboulis calcaire.	2200 m		16	8 m + 4 — 6 st + 4—2t.. une paire à satellites.

18.* *Saxifraga adscendens* L. ssp. *parnassica* (Boiss. et Heldr.) Hayek	Gran Sasso	2650 m	11		
19.* *Sedum magellense* Ten.	Sur Campo Imperatore. Eboulis, rocailles.	2200 m		28	
20.* *Sedum atratum* L.	Gran Sasso, Mte Pizzo-Cefalone	2600 m	18	36	
21.* *Potentilla apennina* Ten.	Portella, chemin du Corno Grande. Rochers calcaires.	2250 m	7		
22.* *Trinia dalechampii* Janch. et Watzl.	Portella	2200 m		18	
23.* *Carum carvifolium* Arc.	Mte Porche. Pelouse alpine	1880 m	10		
24.* *Heracleum sphondylium* L. ssp. *orsinii* (Gůs.) H. Neumayer	s/Campo Imperatore. Eboulis calcaires.	2200 m	11		
25.* *Vitaliana primuliflora* Bertol. ssp. *praetutiana* (Buser ex Sunderm.) I. K. Ferguson	Gran Sasso	2450 m		40	
26.* *Verbascum longifolium* Ten.	Ravin au Mte Morrone	1700 m		32	
27.* *Rhinanthus wettsteinii* (Sterneck) Soó	Portella, chemin du Corno Grande	2200 m	7+4		1 chromosome satellitifère.
28. *Rh. wettsteinii* (Sterneck) Soó	Ravin au Morrone	1800 m	7+4		
29.* *Lamium garganicum* L. var. *veronicaefolium* (Benth.) Fiori	Gran Sasso	2300 m	9		
30. *Lamium garganicum* L. var. *grandiflorum* (Pourr.) Fiori	Verdeggia (Ligurie)	1100 m		18	Une paire de chromosomes à satellite (un seul de ces organites visible)
31. *Doronicum cordatum* Sch. Bip.			30±2		Méiose quelque peu irrégulière avec 5—6 univalents.
32. *Anthemis barrelieri* Ten.	Gran Sasso	2450 m		18	2 chromosomes à satellite.
33.* *A. barrelieri* Ten. var. *Schouwii* Guad.	Gran Sasso	2800 m	9		
34. *Anthemis saxatilis* DC.	Gran Sasso	2700 m	18		Présence fréquente d'un quadrivalent.

Tableau 1 (suite et fin)

Taxon	Localité et station	Altitude	N	2N	Observations
35. *Carduus nutans* L.	Pied du Mte Morrone, près de la maison forestière.	1140 m	8	16	
36.* *C. chrysacanthus* Ten.	Campo Imperatore	2130 m	16	32	
37. *C. defloratus* L. var. *carlinaefolius* (Lam.) Fiori et Paol.	Mte Morrone. Ravin frais.	1800 m		22	
38. *C. defloratus* L. var. *carlinaefolius* (Lam.) Fiori et Paol.	Portella (Gran Sasso) (71/1675)	2150 m	11		
39. *C. defloratus* L. var. *carlinaefolius* (Lam.) Fiori et Paol.	Majelletta (71/1494)	1950 m	11		
C. defloratus L. var. *carlinaefolius* (Lam.) Fiori et Paol.					
40. *Hypochaeris pinnatifida* Ten.	Portella (Gran Sasso)	2200 m		6	2 chromosomes à satellite

* Les nombres chromosomiques signalés dans le tableau par un astérisque sont rapportés pour la première fois ou diffèrent de ceux qui ont été comptés par d'autres auteurs.

par le jardinier-chef de l'Institut, M. P. CORREVON. A ces collaborateurs, nous adressons tous nos remerciements.

Des témoins séchés de la quasi totalité des taxons étudiés se trouvent dans notre Herbier personnel. Pour les comptages chromosomiques, nous avons utilisé exclusivement la méthode d'écrasement au carmin acétique. Dans certains cas, (*Crocus, Trisetum*) nous avons recouru à un prétraitement au monobromonaphtalène pour raccourcir les chromosomes. Les dessins ont été effectués à la chambre claire de Levallois sur microscope Wild avec objectif immersion Fluotar. Lorsque nous avons pu établir un caryogramme, nous avons adopté pour la morphologie des chromosomes, la nomenclature préconisée par LEVAN et alii (1964). Les espèces ont été classées d'après l'ouvrage de FIORI (1923) dont nous avons adopté la nomenclature, sauf dans certains cas où nous avons suivi Flora europaea (1964, 1968, 1972).

Recherches cytologiques

Les résultats de nos comptages chromosomiques sont résumés dans le tableau I, que nous ferons suivre d'un bref commentaire.

Trisetum villosum Schult. Cette espèce propre aux Apennins centraux n'a pas encore été étudiée par les cytologistes. Il s'agit d'un taxon diploïde, à 2n = 14; le caryogramme (Fig. 1) révèle 8 chromosomes à centromère médian et 6 chromosomes à centromère situé dans la région médiane. Deux de ces derniers portent un satellite sur le bras le plus court. Il est intéressant de constater que cette espèce rupicole endémique est diploïde comme c'est le cas du *T. glaciale* Boiss. de la Sierra Nevada (KÜPFER 1968). Cependant ces deux espèces ne semblent pas étroitement apparentées.

Festuca dimorpha Guss. (Fig. 2). Notre résultat (2n = 28) ne concorde pas avec celui qu'a obtenu ZICKLER (1967), à savoir n = 7 sur une plante récoltée dans le même territoire (Gran Sasso) et le même genre de station (*Festucetum dimorphae* « sur éboulis de calcaires marneux »). Cela montre qu'il existe dans ce secteur des individus diploïdes et tétraploïdes dont il serait intéressant de comparer la morphologie et l'écologie.[1] Quoiqu'il en soit, on ne peut, semble-t-il, se baser sur le nombre chromosomique pour appuyer la séparation spécifique entre les *F. dimorpha* et *F. laxa*, comme l'a préconisé POLDINI (1969). Il est vrai que l'auteur italien donne des critères morphologiques et géographiques qui paraissent suffisants.

Crocus albiflorus Kit. Cette espèce a été reconnue diploïde en Alsace (LINDER 1959; ZICKLER et LAMBERT 1967), en Styrie (WOLKINGER 1964), aux Alpes bernoises (SKALINSKA 1968a) et aux Pyrénées orientales (KÜPFER, non publié). Une analyse détaillée du caryotype de la plante des Alpes bernoises a été effectuée par SKALINSKA (op. cit.). L'auteur polonaise observe 2 paires de chromosomes m (terminologie d'après LEVAN et alii, op. cit.), une paire sm et une paire st. En revanche, nous observons dans la plante du Gran Sasso (Fig. 3) 2 paires de chromosomes m et 2 paires sm. Cela semble montrer que les plantes de *Crocus albiflorus* de l'Apennin central ont un caryogramme moins différencié que celles des Alpes bernoises et seraient par conséquent plus primitives (cf. SKALINSKA 1968a, p. 36—37).

Thesium linophyllum L. Le nombre chromosomique de la plante du Mte Morrone: n = 12 concorde avec celui qu'a déterminé SKALINSKA (1968b) sur des plantes de Pologne. A titre de vérification, nous avons étudié encore une plante des environs de Fenestrelle (Alpes Cottiennes) qui nous a donné le même résultat (Fig. 4). Il semble donc bien que cette espèce soit caractérisée par le nombre 2n = 24, puisque celui-ci se présente dans trois régions de l'aire fort éloignées les unes des autres. Il resterait à expliquer le résultat de BAKSAY (in LÖVE et LÖVE 1961), à savoir 2n = 14, dont SKALINSKA (1968) pense qu'il a besoin d'être confirmé.

Thesium parnassi DC. Cette espèce, non étudiée jusqu'ici au point de vue cytologique, est diploïde avec 2n = 14. Deux chromosomes sont sensiblement plus grands que les autres (Fig. 5). Le nombre observé ici est précisément celui que BAKSAY (op. cit.) a compté chez *T. linophyllum*; on peut donc se demander si l'auteur hongroise n'a pas étudié en fait un *T. parnassi*; comme elle n'indique pas l'origine de son matériel, la question ne peut être tranchée.

[1] *Festuca dimorpha* présente parfois une convergence d'allure avec *Poa violacea*. Il serait utile de s'assurer que la plante diploïde étudiée par ZICKLER ne se rapporte pas à cette dernière espèce.

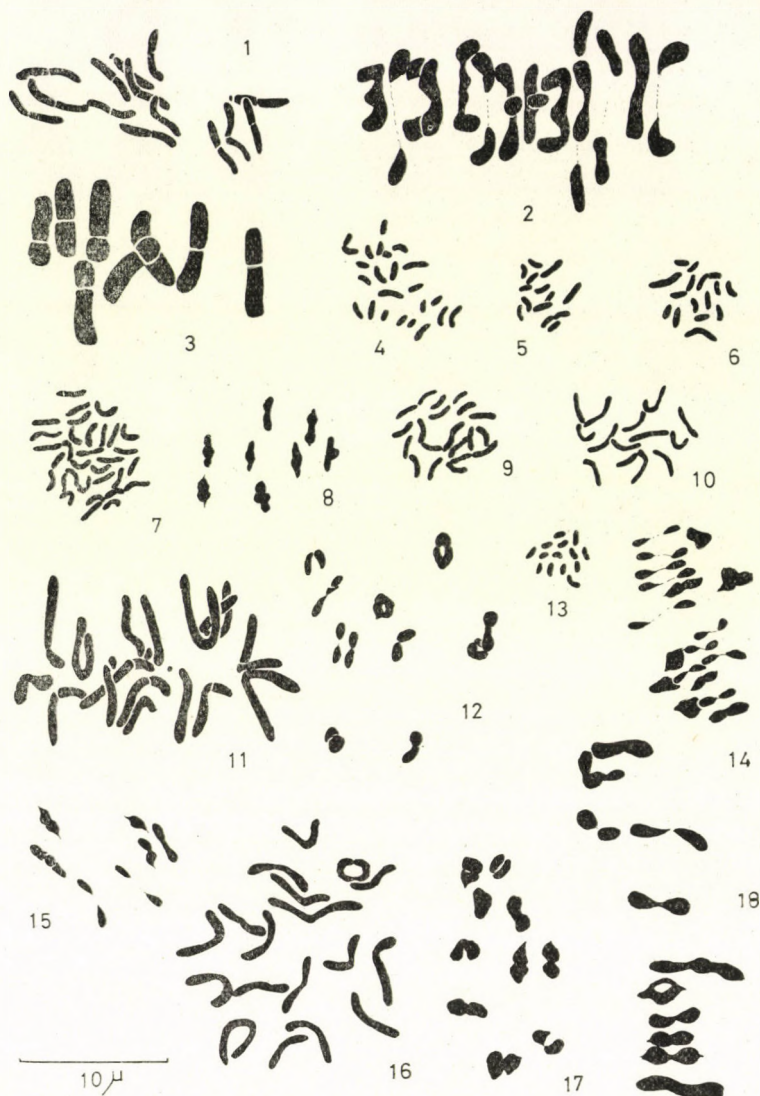



Fig. 1. Trisetum villosum: métaphase du méristème radiculaire (prétraitement à la colchicine): 2n = 14

Fig. 2. Festuca dimorpha: métaphase 1 de la microsporogenèse: n = 14

Fig. 3. Crocus albiflorus: métaphase du méristème radiculaire (prétraitement au monobromonaphtalène): 2n = 8

Fig. 4. Thesium linophyllum (Fenestrelle): métaphase somatique d'une pièce florale: 2n = 24

Fig. 5. Thesium parnassi: métaphase somatique d'une pièce florale: 2n = 14

Fig. 6. Thesium bavarum: métaphase somatique d'une pièce florale: 2n = 16

Fig. 7. Minuartia graminifolia ssp. *rosani*: métaphase somatique d'une pièce florale: 2n = 32

Fig. 8. Barbarea bracteosa: métaphase I de la microsporogenèse: n = 8

Fig. 9. Brassica gravinae: métaphase somatique d'une pièce florale: 2n = 20

Fig. 10. Isatis alpina var. *apennina*: métaphase du méristème radiculaire: 2n = 14

Fig. 11. Ranunculus brevifolius: métaphase du méristème radiculaire: 2n = 16

Fig. 12. Saxifraga adscendens ssp. *parnassica*: métaphase I de la microsporogenèse: n = 11

Fig. 13. Sedum magellense: première mitose pollinique: n = 14

Fig. 14. Sedum atratum L.: métaphase I de la microsporogenèse: n = 18

Fig. 15. Potentilla apennina: métaphase I de la microsporogenèse: n = 7

Fig. 16. Trinia dalechampii.: métaphase somatique du méristéme radiculaire:2 n = 18 (un des chromosomes a un aspect d'isochromosome)

Fig. 17. Carum carvifolium: anaphase I (un des deux groupes): n = 10

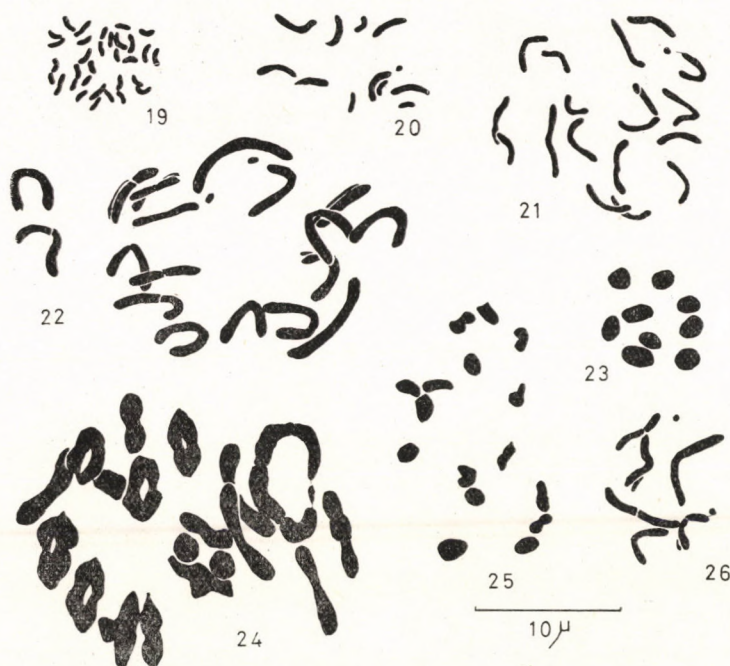



Fig. 18. Heracleum sphondylium ssp. *orsinii*: métaphase I de la microsporogenèse: n = 11
Fig. 19. Verbascum longifolium: métaphase somatique de pièce florale: 2n = 32
Fig. 20. Rhinanthus wettsteinii: première mitose pollinique: n = 7 + 4
Fig. 21. Lamium garganicum var. *grandiflorum*: mitose somatique de l'ovaire: 2n = 18
Fig. 22. Anthemis barrelieri: mitose du méristème radiculaire: 2n = 18
Fig. 23. Anthemis barrelieri var. *schouwii*: anaphase I (un des groupes) de la microsporogenèse: n = 9
Fig. 24. Anthemis saxatilis: métaphase I de la microsporogenèse: n = 18. Remarquer un tétravalent en anneau
Fig. 25. Carduus chrysacanthus: anaphase I de la microsporogenèse: n = 16
Fig. 26. Hypochaeris pinnatifida: métaphase somatique du méristème radiculaire: (2n =

Quoiqu'il en soit, il nous semble que la différence de nombre chromosomique entre trois populations différentes de *Thesium linophyllum* (voir ci-dessus) d'une part, et une population de *Thesium parnassi* d'autre part, permet de considérer ce dernier taxon comme une bonne espèce, distincte de *T. linophyllum.*

Thesium bavarum Schrank. Le matériel étudié ici ne provient pas de l'Apennin, mais des Alpes maritimes où nous avons eu l'occasion de le récolter dans la vallée de la Roya. Le nombre chromosomique 2n = 16 (fig 6) est intéressant pour trois raisons:

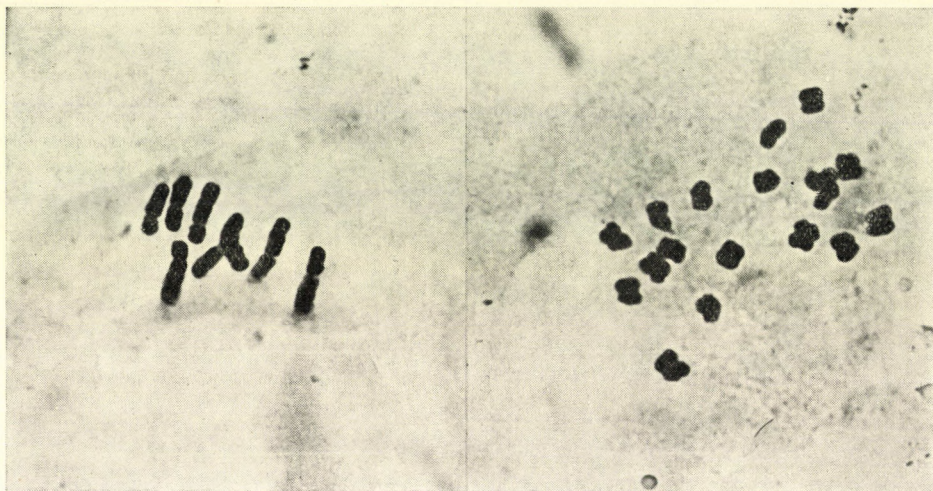
1. Il atteste l'existence d'un nouveau nombre de base x = 8 pour le genre *Thesium*, à moins, bien entendu, qu'on ne rapporte ce nombre à x = 4, trouvé chez *T. divaricatum* (FAVARGER 1966), mais le caryogramme de cette dernière espèce est symétrique; en revanche, celui de *T. bavarum* offre de frappantes différences de taille entre une paire de grands chromosomes et toutes les autres qui sont relativement petites ou moyennes.

2. La carte publiée par HENDRYCH (1968) montre que l'aire du *T. bavarum* est dans l'ensemble plus méridionale que celle du *T. linophyllum;* or dans la mesure où l'on peut comparer ces deux espèces placées dans la même série (*Linophylla* Bobrov), la plus méridionale et la plus orophile est diploïde ($16=2\times 8$),[1] tandis que *T. linophyllum* est tétraploïde ($24 = 4\times 6$).

[1]Si l'on admet pour cette série le nombre de base x = 4, *T. bavarum* serait tétraploide et *T. linophyllum* hexaploïde.

3. Il est parfois difficile de distinguer sur le terrain *T. bavarum* et *T. linophyllum*. Le nombre de chromosomes différent peut permettre de vérifier la détermination.[1]

Nos observations confirment l'importance de la caryologie dans la taxonomie du genre *Thesium*.

Minuartia verna (L.) Hiern. Cette espèce est diploïde dans les Abruzzes, comme aux Alpes, au Jura, aux Pyrénées et en Grèce méridionale (FAVARGER 1967). Une de nos plantes (No 9) paraît appertenir au ssp. *collina* (Neilr.) Halliday, cependant ce dernier taxon est en général tétraploïde.

Microphoto 1, *Crocus albiflorus*: 2n = 8 (même image que la Fig. 3)
2, *Anthemis barrelieri* var. *schouwii*: anaphase I.

Minuartia graminifolia (Ard.) Jáv. ssp. *rosani* (Ten.) Mattf. Ce taxon est appelé dans Flora europaea: ssp. *graminifolia*. Le nombre trouvé ici (Fig. 7) est identique à celui déterminé chez le ssp. *clandestina* (cf. FAVARGER 1967).

Silene saxifraga L. var. *parnassica* (Boiss. et Spr.)Fiori. Les plantes que nous rapportons à ce taxon sont caractérisées par une capsule plus longuement exserte, des tiges uniflores et des feuilles glabres et serretées. CHATER et WALTERS (1964) constatent que le statut du *S. parnassica* est incertain. Dans la mesure où nos plantes de Gran Sasso sont représentatives de ce taxon, nous ne pensons pas qu'il mérite plus qu'un statut de variété ou de sous-espèce.

Drypis spinosa L. var. *linnaeana* (Murb. et Wettst.) Fiori. Nous confirmons sur ce taxon que Flora europaea nomme ssp. *spinosa*, le nombre chromosomique trouvé antérieurement (FAVARGER 1946) sur une plante cultivée au Museum de Paris dont nous ne pouvons préciser le sous-espèce. Il semble que *Drypis spinosa* soit un paléopolyploïde, mais il conviendrait encore d'étudier les populations de la Yugoslavie.

Barbarea bracteosa Guss. Le nombre gamétique n = 8 (Fig. 8) déterminé chez cette espèce semble commun à toutes les espèces du genre *Barbarea* (cf. BOLKHOVSKIKH et alii 1969).

Brassica gravinae Ten. Cette espèce endémique des Apennins est diploïde avec 2n = 20 (Fig. 9); elle offre le même nombre de chromosomes que le *Brassica repanda* (FAVARGER 1965) et que d'autres taxons de la section *Brassicaria* (HARBERD 1972). HARBERD (op. cit. p. 8) constate que le *B. gravinae* diffère morphologiquement du complexe *repanda-saxatilis*, ce que nous constatons nous-aussi. Cependant, le nombre chromosomique identique semble autoriser le rapprochement.

[1] Nous ne pouvons prendre en considération le nombre 2n = 24 compté par SCHULLE (in LÖVE et LÖVE 1961); ce nombre nous paraît inexact, d'autant que sur un autre matériel de *T. bavarum* (Grigna méridionale) nous avons compté également 2n = ca 16.

Isatis alpina Vill. var. *apennina* Ten. Ce taxon baptisé par Ball (1964) *I. allionii* P. W. Ball paraît identique aux Alpes et dans l'Apennin central. Le nombre chromosomique (Fig. 10) est le même dans les deux régions (Favarger, in Löve 1969). Les quatorze chromosomes des métaphases somatiques sont de taille peu différente.

Ranunculus brevifolius Ten. D'après Tutin (1964), les plantes de l'Italie centrale appartiennent au ssp. *brevifolius*; elles sont diploïdes, comme le *Ranunculus hybridus* Biria (Mattick, in Tischler, 1950) qui peut être considéré comme un vicariant plus septentrional du *R. brevifolius*. Comme le montre la Fig. 11, la formule chromosomique comprend 8 chromosomes à centromère dans la région médiane (m), 4 à 6 chromosomes à centromère subterminal (st) et 4 à 2 chromosomes à centromère terminal (t). Une paire de chromosomes est flanquée d'un satellite mais ceux-ci sont souvent déplacés dans les préparations obtenues par la méthode des écrasements et il est difficile de savoir si le satellite appartient à un chromosome st ou à un chromosome t.

Saxifraga adscendens L. ssp. *parnassica* (Boiss. et Heldr.) Hayek. Ce taxon est diploïde (Fig. 12) comme les ssp. *adscendens* (Knaben 1954) et *oregonensis* (Mulligan et Porsild 1968).

Sedum magellense Ten. (Fig. 13). Les affinités de cette espèce sont pour le moment difficiles à préciser. Elle est classée dans le groupe *album-cepaea* de la section *Sedum*, au voisinage des *S. alsinefolium* et *monregalense* dont les nombres chromosomiques ne sont pas connus.

Sedum atratum L. Le matériel du Gran Sasso s'est révélé tétraploïde sur la base de x = 9 (Fig. 14). En revanche, sur une plante des Alpes orientales, Mattick (in Tischler 1950) a compté 2n = 16. Le groupe du *S. atratum* mériterait une étude cytotaxonomique et cytogéographique approfondie.

Potentilla apennina Ten. La plante d'Italie centrale qui d'après Ball, Pawlowski et Walters (1968) appartient au ssp. *apennina* est diploïde (Fig. 15) comme le *P. speciosa* des Balkans (cf. Bolkhovskikh et alii). D'après Pawlowski (1965), la série *Speciosae* (Th. Wolf) B. Pawl. à laquelle appartient le *P. apennina* est une série parallèle aux *Valderiae* B. Pawl. Dans cette dernière série, on n'a relevé jusqu'ici que des nombres chromosomiques diploïdes (cf. Contandriopoulos 1962).

Trinia dalechampii Janch. et Watzl. Cette espèce orophile italo-balkanique est diploïde avec 2n = 18 (Fig. 16), nombre commun à presque toutes les espèces du genre *Trinia* qui ont été étudiées au point de vue cytologique.

Carum carvifolium Arc. Cette espèce, considérée comme endémique par Fiori (1925—1929) est mise en synonyme par Tutin (1968) avec *C. heldreichii* Boiss. de Grèce et d'Albanie. Le nombre n = 10 (Fig. 17) a été déterminé chez d'autres *Carum* à savoir *C. carvi* et *C. verticillatum* (cf. Bolkhovskikh et alii).

Heracleum sphondylium L. ssp. *orsinii* (Guss.) H. Neumayer possède n = 11 (Fig. 18) comme tous les taxons étudiés jusqu'ici du genre *Heracleum*.

Vitaliana primuliflora Bertol. ssp. *praetutiana* (Buser ex Sundermann) I. K. Ferguson. Suivant une suggestion de l'auteur (Favarger 1965), Ferguson (1972) a ramené au statut de sous-espèces les espèces distinguées par Schwarz (1963). Il divise l'espèce de Bertoloni en 5 sous-espèces. Celle de l'Apennin central possède 2n = 40 comme les ssp. *canescens, cinerea* et *assoana* (Favarger 1958 et 1965). Quant au ssp. *primuliflora*, son nombre avait été déterminé par Chiarugi (1930) comme étant 2n = 36. A la lumière des observations ultérieures, il semble à peu près certain que le comptage doit être interprété comme représentant 2n = 40. Ainsi donc, les 5 sous-espèces de *Vitaliana* possèdent le même nombre de chromosomes, et cela nous permet de confirmer ce que nous écrivions en 1965 (op. cit.) à savoir que les différentes sous-espèces de *V. primuliflora* représentent un excellent exemple de schizoendémisme à l'état inchoatif dans les montagnes du Centre et de l'Ouest de la Méditerranée, ainsi qu'au Sud des Alpes.

Verbascum longifolium Ten. Le nombre 2n = 32 (Fig. 19) compté dans cette espèce se rencontre chez plusieurs autres espèces de *Verbascum*, notamment chez *V. crassifolium* Lam. et DC. et *V. phlomoides* L.

Rhinanthus wettsteinii (Sterneck) Soó. On trouve ici, comme dans la plupart des espèces de *Rhinanthus*, une grande hétérogénéité du caryotype qui offre à la mitose pollinique 7 grands et 4 petits chromosomes. Dans le matériel du Gran Sasso, nous avons relevé la présence d'un satellite dépendant d'un des grands chromosomes (Fig. 20).

Lamium garganicum L. Les nombres n = 9 et 2n = 18 (Fig. 21) trouvés sur deux populations différentes sont en accord avec celui compté par Strid (1965) sur du matériel de Samos, appartenant à la ssp. *striatum*. Nos plantes de Ligurie et celles du Gran Sasso se rapportent au ssp. *laevigatum*. Pour autant que la comparaison soit possible entre la figure de Strid et la nôtre, le caryogramme des deux sous-espèces est semblable, mais dans les plantes de Samos, Strid n'a pas observé de satellite.

Doronicum cordatum Sch. Bip. Nous n'avons pu faire ici de comptage précis car la méiose du matériel examiné était en général légèrement irrégiulière offrant à la métaphase I 5 à 6 univalents et à l'anaphase I des ponts interchromosomiques. Le nombre gamétique est voisin de 30 et notre résultat ne saurait infirmer les comptages précis des auteurs qui nous ont précédé (cf. Bolkhovskikh et alii, op. cit.).

Anthemis barrelieri Ten. Sur des plantes appartenant au type et au var. *schouwii* Guad., nous avons compté respectivement 2n = 18 (Fig. 22) et n = 9 (Fig. 23). Nos observations concordent avec celles de Bazzichelli (1967) et montrent que cette espèce endémique et sa variété sont diploïdes. En revanche, Delay (1970) a publié n = 18 sur un *Anthemis barrelieri* venant d'Italie et cultivé au jardin botanique du Lautaret. S'il ne s'agit pas d'une éventuelle confusion avec l'espèce suivante, cela prouverait qu'il existe aussi des individus tétraploïdes de l'*A. barrelieri* dont il serait intéressant de connaître la provenance naturelle.

Anthemis saxatilis DC. Cette espèce se montre tétraploïde (Fig. 24) dans les Abruzzes comme aux Pyrénées orientales (Favarger et Küpfer 1968) et au sud des Alpes (Küpfer 1971). En outre, Küpfer a trouvé dans les Pyrénées centrales des populations hexaploïdes. Dans notre matériel du Gran Sasso, nous avons observé fréquemment à la métaphase I, la présence d'un tétravalent en anneau ou en chaîne droite.

Le genre *Carduus* offre en Italie centrale des difficultés de détermination assez sérieuses. Dans une plante du pied du Mte Morrone, que nous rapportons à *C. nutans* L., nous avons compté n = 8 et 2n = 16, nombres observés par plusieurs auteurs sur cette espèce (cf. Bolkhovskikh et alii).

En revanche, le *Carduus chrysacanthus*, espèce endémique de l'Apennin n'a pas été étudié au point de vue cytologique, du moins à notre connaissance. Le nombre gamétique n = 16 (Fig. 25) semble montrer que cette espèce se rapproche du groupe du *C. nutans* tout en étant tétraploïde, encore que d'après Fiori (op. cit.) le var. *semiglaber* Fiori ressemble au *C. carlinaefolius*. La plante qui a fait l'object de notre comptage a été fixée sur place près de l'hôtel de Campo Imperatore. Nous l'avons déterminée, à ce moment-là, elle possédait un involucre assez laineux. Malheureusement, nous n'avons pas récolté de témoin. Trois autres plantes, se rapportant selon nous à *C. defloratus* var. *carlinaefolius* (Lam.) Fiori et Paol., ont n = 11 ou n = 22, et leur méiose est régulière. Nous n'y avons pas décelé de chromosomes B. Elles se comportent donc comme les populations pyrénéennes de l'espèce collective (cf. Favarger et Küpfer 1970).

Hypochaeris pinnatifida Ten. Nous confirmons ici sur du matériel d'Italie centrale le nombre compté par Stebbins et alii (1953) sur une plante de Corse. Le caryotype observé (fig. 26) diffère cependant quelque peu de celui figuré par les auteurs américains. En effet, la plante du Portella montre une paire de grands chromosomes m, une paire un peu plus petite de chromosomes sm, et une paire encore plus petite m à sm. Cette paire porte un satellite sur le bras le plus court.

Conclusions

Bien que le nombre de taxons examinés soit encore faible, (env. 12% des orophytes de l'Apennin central), quelques constatations s'imposent:

1. On ne peut manquer d'observer la forte proportion des taxons diploïdes figurant au Tableau I, à savoir environ 65%.

2. A côté de ces taxons diploïdes, il en est qui sont incontestablement des paléopolyploïdes, tels sont: *Minuartia graminifolia*, *Drypis spinosa*, *Vitaliana primuliflora*, *Verbascum longifolium* et *Doronicum cordatum*. *Anthemis saxatilis* dont l'ancêtre diploïde est encore inconnu est probablement aussi un paléopolyploïde.

3. La flore orophile des Abruzzes donne donc l'impression à un cytotaxonomiste d'être une flore ancienne, différenciée in situ au cours du Tertiaire. Cette impression est renforcée par les exemples de vicariance, ou de schizoendémisme relativement ancien qu'elle offre: *Brassica gravinae*, et *B.* grex *repanda*, *Ranunculus brevifolius* ssp. *brevifolius* et *R. hybridus*, *Potentilla apenni-*

na et *P. speciosa*, *Vitaliana primuliflora* ssp. *praetutiana* et *V. primuliflora* ssp. div. D'autres espèces, présentes aux Abruzzes et diploïdes, ont une aire actuelle très disjointe, tel l'*Isatis allionii*, ou bien sont des endémiques diploïdes dont les taxons correspondants sont actuellement difficiles à préciser: *Trisetum villosum* et *Anthemis barrelieri*.

4. Cette conclusion (ancienneté de la flore) paraît au premier abord en opposition avec certaines des observations présentées dans un autre travail (FAVARGER 1972a) où nous constations que dans plusieurs groupes de taxons orophiles communs aux Alpes et aux Abruzzes, on rencontrait aux Abruzzes des races polyploïdes (*Leucanthemum heterophyllum*, *Sempervivum arachnoideum* 4 ×, *Cerastium arvense* 6 ×). A ces exemples, nous pourrions peut-être ajouter *Sedum atratum* qui est polyploïde aux Abruzzes alors qu'il semble diploïde aux Alpes. Certains orophytes des Abruzzes, endémiques ou italo-balkaniques, sont polyploïdes: *Carduus chrysacanthus* et *Sedum magellense*, par exemple, mais tant qu'on ne connaîtra pas le nombre chromosomique des taxons correspondants, on ne pourra préciser leur histoire. De nouvelles études (notamment sur les populations du sud de la France) seront nécessaires pour régler le cas du *F. dimorpha* et de son vicariant (ou pseudovicariant) *F. laxa*.

En fait, nous pensons que les espèces les plus caractéristiques (endémiques ou italo-balkaniques) de la flore des Abruzzes se sont formées au Tertiaire par spéciation graduelle aux dépens de la flore commune à la région centro-méditerranéenne, d'où leurs affinités avec des orophytes du Sud des Alpes, de la Méditerranée occidentale ou plus souvent encore des montagnes balkaniques, mais que cette flore, appauvrie par les glaciations locales, a reçu un apport non négligeable d'espèces alpiennes dont certaines attestent leur origine allochtone par une polyploïdies dite de «migration».

BIBLIOGRAPHIE

1. BALL, P. W.—PAWLOWSKI, B.—WALTERS, S. M. (1968): Potentilla. — in: FLORA EUROPAEA. Cambridge. Vol. **2,** p. 46.
2. BAZZICHELLI, G. (1967—69): Achillea barrelieri (Ten.) Sch.—Bip . . . Revisirue sistematica, etc. Annal di Bot. **29,** 31—86.
3. BOLKHOVSKIKH, Z.—et alii (1969): Chromosome numbers of flowering plants. Leningrad.
4. CHATER, A. O.—WALTERS, S. M. (1964): Silene. — in: FLORA EUROPAEA. Cambridge. Vol. **1,** p. 171.
5. CHIARUGI, A. (1930): Vitaliana primulaeflora Bertol. Studio cariologico, sistematico e fitogeografico. Nuovo Giorn. Bot. Ital. **37,** 319—368.
6. CONTANDRIOPOULOS, J. (1962): Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. Thèse, Montpellier.
7. DELAY, J. (1970): Orophytes. Caryosyst. & Cytogénét. Strasbourg et Lille. **4,** 1—8.
8. FAVARGER, C. (1946): Recherches caryologiques sur la sous-famille des Silénoïdées. Bull. Soc. bot. suisse. **56,** 364—463.
9. FAVARGER, C. (1958): Contribution à l'étude cytologique des genres Androsace et Gregoria. Festschrift W. Lüdi. 59—80.
10. FAVARGER, C. (1965): Notes de caryologie alpine. IV. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. **88,** 1—60.
11. FAVARGER, C. (1966): Un nombre chromosomique de base, nouveau pour le genre Thesium L. (Santalaceae). Bull. Soc. neuch. Sci. nat. **89,** 57—59.

12. FAVARGER, C. (1967): Nombres chromosomiques de quelques taxa principalement balkaniques du genre Minuartia (L.) Hiern. Bot. Jb. **86,** 280—292.
13. FAVARGER, C. (1972a): Contribution à l'étude cytotaxonomique de la flore des Apennins. I. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. **95,** 11—34.
14. FAVARGER, C. (1972b): Contribution à l'étude cytotaxonomique de la flore des Apennins. II. Le groupe du Cerastium tomentosum L. Vol. jubil. F. Chodat. Saussurea. **3,** 65—71.
15. FAVARGER, C.—KÜPFER, PH. (1968): Contribution à la cytotaxonomie de la flore alpine des Pyrénées. Collectanea Bot. **7,** 325—352. (Vol. jubil. Font Quer).
16. FAVARGER, C.—KÜPFER, PH. (1970): Dysploïdie et chromosomes surnuméraires dans l'espèce collective Carduus defloratus L. agg. Bull. Soc. bot. suisse. **80,** 269—288.
17. FERGUSON, I. K. (1972): Vitaliana. — in: FLORA EUROPAEA. Cambridge. Vol. **3,** p. 20.
18. FIORI, A. (1923—1929): Nuova flora analitica d'Italia. 2 vol. Firenze.
19. FLORA EUROPAEA. (1964, 1968, 1972). Cambridge.
20. HARBERD, D. J. (1972): A contribution to the cyto-taxonomy of Brassica (Cruciferae) and its allies. Bot. Journ. Linnean Soc. **65,** 1—23.
21. HENDRYCH, R. (1968): Abriss der chorologischen Entwicklung der Gattung Thesium (Santalaceae) in der Paläoholarktis. Preslia (Praha). **40,** 28—51.
22. KNABEN, G. (1954): Saxifraga osloensis n. sp. a tetraploid species of the Tridactylites Section. Nytt Mag. Bot. **3,** 117—138.
23. KÜPFER, PH. (1968): Nouvelles prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. **91,** 87—104.
24. KÜPFER, PH. (1971): Liens génétiques entre les flores alpiennes et pyrénéennes. Annal. litter. Univ. Besançon. Actes Colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpines et jurassiennes. 167—185.
25. KÜPFER, PH. (1972): Sur deux espèces orophiles intéressantes des Abruzzes: Saxifraga italica D. A. Webb et Ptilotrichum rupestre (Tenore) Boissier ssp. rupestre. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. **95,** 43—55.
26. LEVAN, A.—et alii. (1964): Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas. **52,** 201—220.
27. LINDER, R. (1959): La représentation actuelle du genre Crocus en Alsace. Bull. Soc. bot. Fr. **106,** 139—141.
28. LÖVE, A. (1969): IOPB chromosome number reports. Taxon. **18,** 560—562.
29. LÖVE, A.—LÖVE, D. (1961): Chromosome numbers of central and north-west european plant species. Opera Bot. **5,** 1—581.
30. MULLIGAN, G. A.—PORSILD, A. E. (1968): Chromosome numbers of some plants from the unglaciated central Yukon plateau, Canada. Canad. Journ. bot. **47,** 655—662.
31. PAWLOWSKI, B. (1965): De generis Potentilla L. serie Crassinerviae (Th. Wolf) B. Pawl. nec non de taxis affinibus. Seria Crassinerviae rodzaju Potentilla i spokrewnione z nia taksony. Fragm. Flor. geob. **11,** 53—91.
32. POLDINI, L. (1969): Nuove stazioni di Festuca laxa host in territorio italiano e considerazioni sistematiche sulla sua in dipendenza da Festuca dimorpha Guss. Giorn. bot. ital. **103,** 341—351.
33. SCHWARZ, O. (1963): Die Gattung Vitaliana Sesl. und ihre Stellung innerhalb der Primulaceen. Feddes Repert. **67,** 16—41.
34. SKALINSKA, M. (1968a): Further cytological studies on the genus Crocus L. C. albiflorus Kit. Acta biol. Cracov. **11,** 31—37.
35. SKALINSKA, M.—et alii. (1968b): Further studies of Polish Angiosperms. Seventh contribution. Acta biol. Cracov. **11,** 199—224.
36. STEBBINS, G. L.—et alii. (1953): Chromosomes and phylogeny in the Compositae, tribe Cichoriae. Univ. Calif. Publ. Bot. **26,** 401—429.
37. STRID, A. (1965): Studies in the Aegean flora. VI. Notes on some genera of Labiatae. Bot. Not. **118,** 104—122.
38. TISCHLER, G. (1950): Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas. S-Gravenhage, Uitgeverij Dr W. Junk. 1—263.
39. TUTIN T. G. (1964): Ranunculus. — in: FLORA EUROPAEA. Cambridge. Vol. **1,** p. 234.
40. TUTIN, T. G. (1968): Carum. — in: FLORA EUROPAEA. Cambridge. Vol. **2,** p. 254.
41. WOLKINGER, F. (1964): Namen und Verbreitung der Crocus-Sippen des Alpenostsaumes. Verein zum Schutze der Alpenpflanzen u. Tiere e. V. **29,** 1—18.
42. ZICKLER, D. — (1967): Orophytes. Caryosystèm. Cytogenét. Strasbourg et Lille. **1,** 7—10.
43. ZICKLER, D. — LAMBERT, A. M. (1967): Espèces singulières de la Flore d'Alsace. Caryosystèm. Cytogenét. Strasbourg et Lille. **1,** 3—6.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 93—101 (1973)

NOTES SUR LE GENRE BUGLOSSOIDES MOENCH

Par

R. B. FERNANDES

INSTITUT BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE COIMBRA

(Reçu: le 1er Janvier 1973)

Some notes concerning some species of the genus *Buglossoides* Moench are presented. Synonyms, distinctif characters, geographic distribution of the four subspecies of *B. arvensis* (L.) I. M. Johnston are given, as well as the identification and typification of the critical taxa var. *coerulescens* DC. and *multicaule* DC. of *Lithospermum arvense* L. Distinction between *B. minima* (Moris) R. Fernandes and *B. tenuiflora* (L. fil.) I. M Johnston, and between the last one and *B. arvensis* subsp. *sibthorpiana* (Griseb.) R. Fernandes is made.

Ces notes complètent celles parues dans le Botanical Journal of the Linnean Society, **64***:* 379 (1971) où des combinaisons nomenclaturales nouvelles, concernant quelques espèces du genre *Buglossoides*, ont été publiées. On ajoute à présent une autre, relative au *B. tenuiflora* (L. fil.) I. M. Johnston.

Buglossoides arvensis* (L.) I. M. Johnston, Jour. Arnold Arb. **35:** 42 (1954)
Dans ce taxon nous avons distingué quatre sousespèces:

A) Subsp. *arvensis*

Basion.: *Lithospermum arvense* L., sens. str.
Syn.: *L. arvense* var. *typicum* Fiori et Paoletti, Fl. Anal. Ital. **2**: 369 (1902).

Cette entité se distribue par presque toute l'Europe, se trouvant aussi en Asie et en Afrique septentrionale. Bien que ses principaux caractères se montrent assez constants presque partout, les plantes portugaises et probablement quelq'unes d'autres régions méridionales de notre Continent se distinguent de celles Nord de l'Europe par les pédicelles fructifères plus courts et plus épaissis (mais non en massue) ainsi que par la corolle à limbe moins dilaté. D'autre part, des plantes du Portugal (Algarve) sont des hexaploï-

* Dans le Botanical Journal of the Linnean Society, nous avons traité le genre *Buglossoides* comme un nome neutre, comme l'avaient fait I. M. JOHNSTON et d'autres botanistes. D'accord avec la recommandation 75 A, 4 du Code International de Nomenclature Botanique, les noms génériques finissant en oides doivent être considérés comme féminins et sera ainsi que nous envisagerons *Buglossoides* dans le présent article.

des (2n = 42), tandis que le nombre de chromosomes trouvé pour la région nordique est 2n = 28.*

Le subsp. *arvensis* est caractérisé par les tiges dressées, simples ou parfois ramifiées au sommet, par les feuilles caulinaires mesurant jusqu'à 8(10) mm de largeur, oblongues-spathulées ou linéaires, par les pédicelles à peine ou un peu épaissis à la maturité, mais cylindriques et non en massue, par les réceptacles non obliques, par les fleurs relativement grandes (6—9,5 mm) et akènes aussi grands (jusqu'à 4×2,5 mm), pourvus de tubercules nombreux et saillants.

Quelques auteurs signalent une forme à fleurs bleues dans le type et la considèrent comme identique au var. *coerulescens* DC**, taxon dont nous nous occuperons plus loin. Cependant, d'après nos observations, des corolles complètement bleues ne se trouvent pas chez des plantes présentant les caractères ci-dessus énumérés, mais chez d'autres sousespèces du *B. arvensis*. En effet, les corolles des nombreux échantillons que nous avons examinés, sauf un, sont blanches ou avec une zone bleue-foncée dans la partie médiane du tube. Le seul exemplaire à corolle non blanche que nous avons observé a été récolté en Finlande (leg. N. JOANNSSON) et se trouve déterminé comme var. *coerulescens* DC. Il ne diffère du type du subsp. *arvensis* que par la couleur pourpre (non bleue) de ses corolles.

B) Subsp. *permixta* (Jordan ex F. W. Schultz) R. Fernandes, in Bot. Jour. Poin. Soc. **64**: 379 (1971)

Basion.: *Lithospermum permixtum* Jordan ex F. W. Schultz, Arch. Fl. Fr. et Allem.: 344 (1855).
Syn.: *L. arvense* race *permixtum* (Jordan ex F. W. Schultz) Rouy, Fl. Fr. **10**: 316 (1908).
L. arvense var. *coerulescens* DC. in Lam. et DC., Fl. Fr. **5**: 419 (1815).
L. incrassatum auct. plur. non Guss.

Il diffère du subsp. *arvensis* par les pédicelles épaissis en massue à la fructification, par les réceptacles obliques, par les corolles en général bleues et un peu plus petites (jusqu'a 7 mm) et par les akènes plus petits (jusqu'à 3×2 mm) avec des tubercules plus petits et moins saillants, se rapprochant par quelqu'uns de ces caractères du subsp. *gasparrinii* forma *incrassata*. Cependant, son port est celui du premier, ses tiges se présentant dressées, droites, simples ou ramifées vers le haut. Le subsp. *permixtum* est une plante française, du Plateau Central et de Haute Provence. Quelques auteurs le

* Cf. LÖVE & LÖVE in Ark. Bot. **31,** 12: 13 (1944). BRITTON (in Brittonia, **7**: 240, 1951) réfère n = 14 pour des plantes provenant du Jardin Botanique de Coimbra. Cependant ces plantes n'étaient pas spontanées, mais cultivées dans ce Jardin à partir de graines obtenues du Jardin Botanique de Göteborg. GADELLA & KLIPHUIS (in Caryologia, 23: 364, 1970) mentionnent 2n = 28 pour des plantes de *L. arvense* de la Vallée d'Aoste (Italie), endroit chaud et très sec. Aucune référence n'est faite à la couleur des fleurs.

** ROUY (Fl. Fr. **10**: 316, 1908) désigne la plante à fleurs bleues comme subvar. *coeruleum* (Coss. et Germ.), en lui donnant comme synonyme le *L. arvense coerulescens* (err. *caeruleum*) DC. p.p.

signalent pour d'autres régions (cf. MAIRE, Cat. Pl. Maroc, **3**: 601, 1934; et FIORI et PAOLETTI, Fl. Anal. Ital. **2**: 369, 1902), en lui assignant comme un synonyme probable le *L. incrassatum* Guss., ou le considérant même identique à ce dernier. Étant donnée la ressemblance des deux taxa, la distinction est parfois difficile, ce qui-explique cette confusion. Le subsp. *permixta* est un tétraploïde (2n = 28)*.

C) Subsp. *gasparrinii* (Heldr. ex Guss.) R. Fernandes, loc. cit.

Basion.: *Lithospermum gasparrinii* Heldr. ex Guss., Fl. Sic. Syn. **1**: 217 (1842).
Syn.: *L. incrassatum* Guss. subsp. *gasparrinii* (Heldr. ex Guss.) Nyman, Consp. 518 (1881).
L. arvense var. (?) *monstrosum* Caruel in Parlatore, Fl. Ital. **6**: 921 (1886).

Très fréquent dans les montagnes de la région méditerranéenne, où il monte jusqu'à 2000 m, il se caractérise par son port (plusieurs à nombreuses tiges, généralement peu longues, dont la centrale dressée et les autres étalées ou ascendantes), par les feuilles plus étroites que chez les deux sousespèces précédentes, mais surtout, par les pédicelles très épaissis en massue à la fructification, et par le réceptacle trés oblique et grossi, de telle façon que l'akène adaxial se trouve en partie eufoncé dans le réceptacle. Ces caractères du fruit ont été pris par quelques auteurs comme des déformations, et la plante considérée comme une monstruosité du *B. arvensis*. Mais, outre ces hypothétiques déformations et les différences de port déjà signalées, le subsp. *gasparrinii* se sépare du *B. arvensis* typique par les corolles plus petites [4—6, 5/8/ mm], à tube plus étroit, brusquement dilaté au limbe et plus densément hispide; et par les akènes plus petits (1,5—2,5×1,5—2 mm), à tubercules beaucoup moins saillants. Chez ce taxon, des plantes à corolles bleues-foncées — les plus fréquentes — et blanches ont été trouvées. Nous les séparons, d'autres a corolles dans les deux formes suivantes:

a) Forma **gasparrinii**

Syn.: *Lithospermum gasparrinii* Heldr. ex Guss., sens. str.
L. arvense var. *typicum* Fiori forma *gasparrinii* (Heldr. ex Guss.) Fiori in Fiori et Paoletti, Fl. Anal. Ital. **2**: 369 (1902).

Basé sur des plantes siciliènnes, il se trouve probablement aussi dans d'autres régions où la forme à fleurs bleues existe. La seule difference relativement au forma *incrassata* réside dans la couleur blanche (avec une zone bleue au milieu du tube) et non complètement bleue de la corolle. Son identité avec *incrassata* avait déjà d'ailleurs été reconnue par A. DE CANDOLLE (Prodr. **10**: 74, 1846, in adnot. 3) et confirmé par d'autres botanistes (cf. BOISSIER, Fl. Or. **4**: 217, 1879).

* Cf. GRAU in Mitt. Bot. München, 7: 283, 285, t. 5e (1968).

b) Forma **incrassata** (Guss.) R. Fernandes, comb. nova.

Basion.: *Lithospermum incrassatum* Guss., Fl. Sic. Prodr. **1**: 211 (1827).
Syn.: *L. arvense* var. *coerulescens* forma *incrassatum* (Guss.) Fiori in Fiori et Paoletti, Fl. Anal. Ital. **2**: 369 (1902).
Buglossoides incrassatum (Guss.) I. M. Johnston in Journ. Arnold Arb. **35**: 43 (1954).
L. arvense var. *incrassatum* (Guss.) Stoj et Stef., Fl. Balgar. ed. **4**: 882 (1967).
L. arvense var. *multicaulis* DC. in Lam. et DC., Fl. Fr. **5**: 419 (1815).
L. arvense var. *coerulescens* auct. plur. non DC.

En 1815, De Candolle (in Lam. et DC., Fl. Fr. **5**: 419, 1815) a créé la variété (β) *coerulescens* du *L. arvense*, en la caractérisant seule par une différence qu'elle présentait relativement au type («La variété β ne diffère de l'espèce ordinaire que par sa fleur bleue, et non blanche») et la signalant pour les montagnes de la région de Lyon («M. Déjean l'a trouvée dans les montagnes du Lyonnais»). En même temps, il décrit le var. *multicaule*, aussi avec des corolles bleues, mais distincte du type par ses tiges nombreuses, parfois demi-couchées, par les feuilles obovées, plus larges et plus longues. Cette dernière plante, herborisée dans la Haute Provence et le Dauphiné (cols de Since et du Tours, entre Digne et Colmars, et du Queiras, entre Abriès et Pignéol). Cette wille se situs setuellement dans l'Italie (Piemont), a été envisagée par l'auteur comme une possible espèce nouvelle. Il s'agissait donc, pour les deux variétés, de plantes françaises, et dans aucun des deux cas, des références à un grossissement anormal des pédicelles ou des réceptacles n'ont été faites.

Dans le Prodromus (**10** : 74, 1846), le même auteur mentionne aussi le var. *coerulescens* du *L. arvense* (précédé d'un point d'interrogation) pour lequel il donne, comme les seuls synonymes, ses deux variétés de la Flore Française. Cependant, il amplie considérablement l'aire du taxon, puisque, outre la France (pascuis Galloprovinciae superioris, Lugduni*), il ajoute la Crimée Cette ville se situs actuellement dant l' Italie (Piemont), et le Proche Orient («et etiam in Orientis, in Tauria,* ad Euphratem et M. Taurum»). De plus, il considère la dite variété comme intermédiaire entre le *L. arvense* et le *L. minimum*, en envisageant, une fois de plus, la possibilité de s'agir d'une espèce indépendante. Encore cette fois, des pédicelles et réceptacles fructifères grossis ne sont pas référés.

Rouy (Fl. Fr. **10**: 316, 1908) distingue dans le type de *L. arvense* un subvar. *coeruleum* (Coss. et Germ.), à fleurs bleues, auquel il donne comme synonyme le var. *coerulescens* (err. *caeruleum*) DC. p. p., du Prodromus.

L'examen des microfiches de l'herbier de De Candolle nous a montré les quatre spécimens suivants, tous cités dans le var. *coerulescens*, en 1846:

I) Il possède quatre échantillons, trois semblabes entre eux et un distinct de ceux-ci. Ce dernier (a) est formé par une tige (à la quelle manque la partie inférieure), simple, à feuilles caulinaires supérieures étroites, claires

* Lugdunum était la désignation latine de la ville française de Lyon; Tauria désignait la Crimée et le M. Taurus une montagne de la Turquie (Asie Mineure).

(ainsi que la tige) et par deux cymes courtes, qui semblent n'être pas encore complètement développées. Sur la tige on trouve une étiquette avec les mots — Borraginée à fleurs bleues (l'adjectif écrit au dessus de blanches, ce dernier mot rayé) trouvée dans les montagnes du Lyonnais (votre avis, je vous prie). DÉJEAN — À droite de cette étiquette, on voit une autre, d'une écriture différente (celle de DE CANDOLLE ?), avec la détermination *Lithospermum arvense caerulescens*. Cet échantillon est donc l'holotypus du var. *coerulescens* DC., puisqu'il est le seul référé par DE CANDOLLE.

Des trois autres échantillons (b), deux possèdent, chacun, une étiquette vide et le troisième une autre avec les mots — Cousson, 14. Juin, 1809. Il s'agit de plantes à 2—3 tiges, à feuilles de tonalité sombre, obovées, très longues et très condensées vers le sommet, dont les inflorescences ne se voient pas encore. Par l'aspect général et par la forme et dimensions des feuilles elles sont très distinctes de (a), ne semblant par appartenir au même taxon. Seule l'observation directe pourra nous éclaircir sur sont indentité.

II) Il est formé par trois échantillons qui se ressemblent, tous à plusieurs tiges, à feuilles foncées et obovées comme celles des plantes (b) de (I), mais plus étroites. L'un des échantillons (c) possède une étiquette avec les mots — Digne à Colmars, un autre une étiquette vide et le troisième l'étiquette de l'herbier de DE CANDOLLE. Cet échantillon possède encore une inscription manuscrite que nous n'avons pas pu déchiffrer.

Étant donné qu'elle s'accorde avec les caractères que DE CANDOLLE attribue à son var. *multicaulis* en 1815, et que, d'autre part, elle a été récoltée dans l'un des endroits référés par l'auteur, la plante (c) représente l'un des syntypes de cette variété. Les en autres plantes du même spécimen appartiennent aussi à la même variété, laquelle est très différente du type (I a) du var. *coerulescens*.

III. Dans cette feuille de montage se trouvent deux échantillons:
d — Il présente l'étiquette manuscrite — 1479 (*Lithospermum*) in Tauro) M. Aucher (Eloy) 1836.
e — Il possède l'étiquette imprimée — Colonel CHESNEYS Expedition to the Euphrates No. 50. Village of Gorluk, March 1836) Banks of the river — et la date 1837 sur la même, de l'écriture de DE CANDOLLE.

Ces deux échantillons, semblables entre eux, montrent chacun trois tiges, des feuilles oblongues ou obovées-oblongues et des inflorescences courtes et denses. Sa coloration est plus claire que celle des spécimens (II) et de (I b), son aspect se montrant bien moins condensé.

IV. Il est formé par deux individus, l'un avec l'étiquette — Dabriès à Pignerol (17 — Juillet 1809) — et l'autre avec une étiquette vide Il s'agit de plantes à plusieurs tiges, généralement ramifées, semblables à II, mais' à feuilles moins larges. Il représente l'autre syntype du var. *multicaulis* DC.

On peut donc arriver aux conclusions suivantes:

1. Les variétés *coerulescens* DC. (1815) et *multicaulis* (1815), d'après leur port et les formes, dimensions et coloration des feuilles, ne sont pas identiques entre elles comme l'affirme DE CANDOLLE en 1846.

2. Par son port, le var. *coerulescens* peut correspondre à une forme à fleurs bleues du subsp. *arvensis* comme l'a admis ROUY. Cependant, étant donné que nous n'avons vu des plantes de ce taxon qu'avec des corolles blanches, nous croyons plutôt que la dite variété est une forme du subsp. *permixtum*. Le fait de DE CANDOLLE de ne pas référer des pédicelles et réceptacles grossis, résulterait de ce qu'il s'agit d'une plante pas encore en fruit. Selon notre façon de voir, le var. *coerulescens* DC. (1815) ne peut pas être assimilé au *incrassatum*.

3. D'après son port et sa localisation dans les montagnes du Dauphiné, et du Haute Provence, et du Piémont le var. *multicaulis* DC. serait une forme à feuilles un peu plus larges du subsp. *gasparrinii* forma *incrassata*. L'omission de la part de DE CANDOLLE de référence à pédicelles et réceptacles grossis aurait la même cause signalée ci-dessus: les plantes se trouvent en fleur, le grossissement ne pouvant pas encore avoir en lieu. BOISSIER (cf. Voy. Bot. Midi Esp. **2**: 427, 1839), qui réfère à *incrassata* les plantes de l'herbier de DE CANDOLLE, du Dauphiné et de la Provence est du même avis. Elles ne peuvent pas s'introduire dans le subsp. *permixtum*, puisque l'habitus de ce dernier est complètement divers.

4. En ce qui concerne les plantes orientales, référées au ver. *coerulescens* par De Candolle en 1846, ou bien elles appartiennent au forma *incrassata* du subsp. *gasparrinii* ou bien au subsp. *sibthorpiana* forma *cyanea* R. Fernandes, cette dernière interprétation nous semblant la plus probable. POPOV (in FL. URSS, **19**: 166, 1953) identifie des plantes de Crimée à fleurs bleues comme *L.sibthorpianum* ce qui renforce notre affirmation.

C) Subsp. *sibthorpiana* (Griseb.) R. Fernandes, loc. cit.

Basion: *Lithospermum sibthorpianum* Griseb., Spicil. Fl. Rumel. **2**: 86 (1844).
Syn.: *L. arvense* var. *sibthorpianum* (Griseb.) Halácsy, Conspectus Fl. Graec. **2**: 349 (1902).
L. arvense subsp. *sibthorpianum* (Griseb.) Stoj. et Stef, Fl. Balgar., ed. 3: 934 (1948).
L. arvense var. *procumbens* Kusn. ex Popov in Komarov, Fl. USSR, **19**: 167 (1953).
L. tenuiflorum auct. p.p., non L. f.

Par son aspect général, cette entité ressemble au subsp. *gasparrinii*. Elle s'en distingue par les pédicelles et réceptacles non ou peu épaissis à la maturité et par les akènes relativement un peu plus étroits et à tubercules plus gros et saillants, se rapprochant par ces caractères des formes méridionales du subsp. *arvensis*. Cependant, ses fleurs sont plus petites que chez cette sousespèce, tandis qu'elles ont les dimensions et la forme de celles du subsp.

gasparrinii. Sa position intermédiaire entre les deux sousespèces, est souligné par le fait que *L. leithneri* Heldr. et Sart, (taxon identique à *sibthorpiana*) est placé par quelques auteurs dans le *L. arvense* tandis que d'autres le rangent dans *incrassata* (=*gasparrinii*).

Selon notre façon de voir, on ne peut pas séparer *leithneri* de *sibthorpiana* bien que le dernier soit en général de dimensions plus réduites, plus densement hispide et à feuilles plus rapprochées. Tout ça peut, néanmoins, être du à l'habitat, les plantes qui ont été rapportées à *sibthorpiana* étant celles du littoral, tandis que celles de l'intérieur, surtout des montagnes, ont été attribuées au *leithneri*. Il y a, d'ailleurs, des transitions entre les formes extrêmes.

En Allemagne*, une plante trouvée qui, d'après les caractères qui lui sont assignés par P. HANELT et SCHULTZE-MOTEL (in Kulturpflanze, **10**: 122—130, 1962), ne peut pas être considérée comme une simple forme à fleurs bleues du type de *Buglossoides arvensis*. Ses fruits sont petits, avec à peu-près la même variation de longueur que ceux du subsp. *gasparrinii*, mais un peu plus étroits. Comme les auteurs cités, qui ont considéré la plante comme le var. *coerulescens* DC., ne rapportent pas d'epaississement pour les pédicelles et des réceptacles fructifères, il nous semble qu'il ne peut pas s'agir du subsp. *gasparrinii*.** Nous croyons, donc, que la plante allemande appartient au subsp. *sibthorpiana*, dont elle représente la forme à corolle bleue-violette. Elle semble être un diploïde***, tandis que soit le sousespèce typique soit le subsp. *permixta* sont des polyploïdes. Les deux formes de cette sousespèce ont la synonymie suivante:

1. Forma **sibthorpiana**

Syn.: *Lithospermum sibthorpianum* Griseb., sens. str.
L. arvense var. *leithneri* Heldr. et Sart. in Velen., Fl. Bulg.: 401 (1891).
L. incrassatum forma *leithneri* (Heldr. et Sart.) Hayek, Prodr. Fl. Pen. Balcan. **2** : 82 (1928).
L. leithneri Boiss., Fl. Or. **4**: 216 (1879) ut syn. *L. arvensis*.
L. arvense var. *procumbens* forma *albiflorum* Kusn. ex Popov in Komarov, Fl. USSR, **19**: 167 (1953), nom. nud.

Cette forme, à fleurs blanches, se trouve en Europe de sud-est (Grèce, Bulgarie, Turquie, Crimée) et en Caucase, Géorgie, etc.

* Dans d'autres pays d'Europe Centrale (Pologne, Chehoslovaquie, Suisse) et des Balcans se trouve disseminée une forme à fleurs bleues, désignée de façons différentes (subsp. *coerulescens* (DC.), var. *caeruleiflora* Kusn., var. *caeruleum* Borza). Nous la croyons identique à l'allemande. C'est-à-dire qu'elle est la forme à fleurs bleues du *B. arvensis* subsp. *sibthropiana*. Mais seulement l'étude des matériaux de toutes ces régions, pourra éclaircir en définitif ce cas.

** HANELT et SCHULTZE-MOTEL (op.cit.: 128) introduisent le *Lithospermum incrassatum* tum avec doute (ils précèdent le nom de ce taxon d'un ?) dans la synonymie du var. *coerulescens*. Dans le texte, ils affirment que la plante est souvent considérée comme *L. incrassatum* Guss., mais qu'il faut éclaircir ce point.

*** HANELT et SCHULTZE-MOTEL, loc. cit.

2. Forma **cyanea** R. Fernandes, nom. nov.

Syn.: *Lithospermum arvense* forma *coeruleum* Borza, Consp. **2**: 217 (1949), non Coss. et Germ. *L. arvense* var. *coerulescens* auct., quoad pl. S. E. Eur. et Orient., non DC (1815).
L. arvense var. *procumbens* Kusn. ex. Popov forma *coeruleiflora* Kusn. ex Popov in Komarov, Fl. Ussr, 19: 167 (1953), nom. nud.
L. arvense forma *coerulesces* auct., non var. *coerulescens* DC (1815).
L. arvense subsp. *coerulescens* Rothm., Excursionfl.: 258 (1953), excl. synon.; et auct.

Buglossoides glandulosa (Velen.) R. Fernandes, loc. cit.

Le *Lithospermum Czernjaevii* Klok. et Shost. ex Popov* est, selon le Dr. Dihoru (in litt.), identique au *B. glandulosa*.

Buglossoides minima (Moris) R. Fernandes in Bot. Jour. Linn. Soc. **64** : 379 (1971).

Basion.: *L. minimum* Moris, Stirp. Sard. **2**: 7 (1827).
Syn.: *L. tenuiflorum* auct. p. p., non L. f.

Cet endémisme italo-sardo-sicilien a été considéré par Arcangeli (Comp. Fl. Ital.: 487, 1882) comme identique au *B. tenuiflora*. Fiori (in Fiori et Paoletti, Fl. Anal. Ital. **2**: 368, 1902) admet l'identité comme probable.** Cependant, d'autres auteurs (Caruel in Parlatore, Fl. Ital. **6**: 923, 1886; Martinoli in Lavori Ist. Bot. Univ. Cagliari, **1**: 138, 1949—1950) le considèrent comme une espèce indépendante. L'étude de plusieurs échantillons sardes nous a amenée à conclure que la raison est du côté des derniers. En effet, le *B. minima*, bien que semblable au *B. tenuiflora*, s'en distingue par plusieurs caractères: cymes moins denses et plus courtes; indument du calyce à poils raides et blancs et non mousc et jaunes; akènes plus gros, presque droits et non courbés vers l'aste du fruit, un peu atténués et non abruptement contractés au bec, à base plus large et à péricarpe dur et non fragile, couvert de tubercules plus gros, plus saillants et aigus.

Par le port, l'indument et la forme et dimensions des akènes, le *B. minima* se rapproche le plus du *B. arvensis* subsp. *sibthorpiana*, principalement des formes littorales greques. Il s'en sépare, cependant, par les segments du calice oblongs et obtus et non linéaires et aigus, à l'indument plus fourni de poils un peu plus longs, et par la corolle, dont le tube est plus exsert. Ses analogies avec le dernier taxon avaient déjà été envisagées par Reichenbach (Ic. Fl. Germ. **18**: 68, 1858), puisque cet auteur affirme: «Diffusum habitu potius R. (*Rhytispermum*) incrassati (auquel le subsp. *sibthorpiana* ressemble beaucoup), quam tenuiflori. Nuces grossius granulatae, quam in R. incrassato» (les tubercules

* *L. Czernjaevii* Klok. et Schost. est un nomen nudum(cf. Popov in Komarov, Fl. ussr, **19**: 1953). Popov donne de ce taxon une description en langue russe.

** Dans l'herbier de Willkomm (Coi), un échantillon du *B. minima* (leg. Müller) est déterminé comme *L. tenuiflorum*. Mais un double de celui-ci existant à K est correctement identifié comme *L. minimum*.

plus saillants sont un des caractères qui distinguent le subsp. *sibthorpiana* du subsp. *gasparrinii* forma *incrassata*).

Buglossoides tenuiflora (L. f.) I. M. Johnston in Jour. Arnold Arb. **35**: 42 (1954).

Basion.: *Lithospermum tenuiflorum* L. f., Suppl.: 130 (1781).

Cette espèce a été confondue par quelques auteurs soit avec le *B. minima*, comme nous l'avons dit plus haut, soit avec *le B. arvensis* subsp. *sibthorpiana*. En effet, à K, l'échantillon *Orphanides* 16, récolté à Athène (Phalerum) et déterminé comme *L. sibthorpianum*, se compose de plantes florifères appartenant *au B. tenuiflora* et d'une autre fructifère qui est le *B. arvensis* subsp. *sibthorpiana*. Dans l'herbier de WILLKOMM, un double du même numéro d'Orphanides, déterminé comme *L. tenuiflorum*, est aussi le subsp. *sibthorpiana*. D'autre part, les échantillons algériens* de FI, déterminés comme *L. tenuiflorum*, appartiennent à même sousespèce du *B. arvensis*.

* BALANSA 409; BATTANDIER 398; WARION s.n.; CHABERT s.n.; coll. ? n.° 2299. Quelques-uns de ces exemplaires possèdent les feuilles un peu plus larges que les plantes d'Europe.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1–4), pp. 103–113 (1973)

MENSCH–PFLANZE–NATUR

W. HABER

INSTITUT FÜR LANDSCHAFTSÖKOLOGIE DER TECHNISCHEN UNIVERSITÄT MÜNCHEN
FREISING-WEIHENSTEPHAN

(Eingegangen am 1. Januar, 1973)

For many generations, prehistoric man existed as integral part of nature which essentially was made up by the structure and function of plants. When man became awareof this mental ability and started to transform nature, he believed to be able to get free from all biological connections. Only recently he is realizing his lasting membership to the natural communities. But single men or groups have always cared for an intimate relationship to nature and to plants: both as "nature hobbyists" in homes and gardens, and as nature conservationists within nature itself. Both ways led to conflicts, but can strongly promote a better understanding of the immutable laws of nature and of man's belonging to a natural environment.

Mensch–Pflanze–Natur: ist das eigentlich noch ein aktuelles Thema? Stellen wir doch einmal eine andere Trilogie daneben, etwa: Mensch–Atomkern–Weltraum. Nicht wenige Zeitgenossen werden in dieser ein gegenwarts- und zukunftsnahes Thema sehen, jene aber der Vergangenheit, ja einer romantischen Erinnerung zuweisen. Gar nicht so ungewöhnlich ist die Auffassung, dass Pflanze und Natur noch eine geduldete Existenz am Rande unserer Zivilisation innehaben und sich damit begnügen müssen. Selbst dort, wo man Pflanzenforschung betreibt, scheinen die Pflanzen eine Nebenrolle zu spielen. Die Haushalte von vielen botanischen Instituten sehen Ausgaben für Pflanzen nur noch in ganz geringen Beträgen vor.

Das weithin durch pflanzliche Strukturen und Konturen geprägte Bild der Landschaft unserer Erde verblasst: »Unser blauer Planet« wird sie, vom Weltraum her gesehen, heute genannt. Das bergende Grün der Pflanzen schwindet. Gibt es noch Bindungen zwischen Mensch und Pflanze?

Viele Anzeichen sprechen dafür, dass jene Verdrängung von Pflanze und Natur an den Rand der Zivilisation nicht ganz stimmen kann: sie ist entweder erzwungen, um daher möglichst oft umgangen zu werden, oder sie ist Symptom einer Störung, wenn nicht einer Krankheit im menschlichen Bereich. Dafür spricht noch viel mehr: die Entleerung der Städte an jedem schönen Wochenende oder in den Ferienmonaten, der Drang zum Haus mit Garten, das Eintreten grosser Bevölkerungskreise für die Erhaltung gefährdeter Parkanlagen oder nur einzelner Bäume. Überall wird ein — zunächst diffuser — Wunsch nach Begegnung mit »Natur« sichtbar, und selbst wer Tiere erleben

möchte, die auch Naturwesen sind, will sie heute lieber in »natürlicher« Umgebung sehen, und das heisst: in pflanzlich geprägtem Rahmen.

Was liegt hier vor? Obwohl Tradition und Geschichte beim zukunftsbewussten Menschen von heute gern missachtet oder nur in ausgewählten Kapiteln ausgewertet werden (aber gerade darin ihre geheime Macht zeigen !), müssen wir sie hier heranziehen, um eine Antwort auf unsere Frage zu erhalten.

Wie ist es einmal gewesen zwischen Mensch und Pflanze? Wir können es bei wenigen, abseits der Zivilisation lebenden Volksstämmen in tropischen Urwäldern noch erleben, z. B. im Amazonasgebiet oder im Inneren von Neu-Guinea. Diese Menschen kennen viele, wenn nicht die meisten Pflanzen in ihrer Umgebung, sie wissen mit fast jeder von ihnen etwas anzufangen; die eine schenkt ihnen Nahrung in Form ihrer Blätter, Früchte und Wurzeln, die andere liefert ihnen Farben, eine dritte Gift zum Erlegen von Tieren und Feinden, eine vierte Heilmittel, eine fünfte schlicht Schönheit und Schmuck. Fast alle Pflanzen bleiben aber an ihrem Platz in der wilden Natur, dort werden sie aufgesucht, dort sammelt man sie ganz oder in Teilen ein, genau so wie man Tiere jagt. Hier und da zeigt sich aber schon, dass man Pflanzen auch zu sich nimmt, in primitiver Weise nahe den Siedlungen anpflanzt, sie dort nutzt, sich daran freut. Aber trotzdem bleibt alles eingebettet in einer praktisch unversehrten Natur, in der sich der Mensch geborgen fühlt trotz aller Gefahren, die auch in ihr lauern, denn er weiss sich zugehörig zu ihr. Das war einmal, so scheint es, unser aller Vergangenheit, und vielleicht war dieses Eingebettetsein in der Natur, zu der man untrennbar gehörte, das, was manche Religion als das Paradies bezeichnet.

Das war die geschichtslose Zeit — die Geschichte begann, als der Mensch seine geistige Potenz erkannte und sich seiner biologischen Merkmale und Abhängigkeiten »schämte« — so stellt es ja die christliche Religion dar und bindet dies wiederum an eine Pflanze, den »Baum der Erkenntnis«. Und da verlor der Mensch jene Zugehörigkeit und stand nunmehr dem »Paradies« sozusagen von aussen gegenüber, aber immer vom Wunsche erfüllt, es zurückzugewinnen, um es dann nie mehr zu verlieren.

Alle Gedanken von Unschuld, Seligkeit und Sorgenfreiheit des Paradieses sind, wie F. G. JÜNGER es ausdrückte, an Gärten und Blumen geknüpft. Wir fragen uns, wenn auch heute noch, in der Fülle der Wohlstandsgesellschaft einer hochentwickelten Zivilisation, ein »Paradies« angestrebt wird, wenn auch ein durchaus irdisches und unter anderem Namen — wie dieses wohl aussehen mag? Vielleicht bedarf es zur Antwort wiederum eines »Baumes der Erkenntnis«, doch dieser Baum ist wohl nicht leicht zu finden; und dann kommt die Erkenntnis oft nur fragmentarisch oder stückweise. Sie stellte sich dar als Erinnerung, als Gefühl, als Rudiment eines Wissens uralter, elementarer biologischer Zusammenhänge, die heute übrigens durch die Werbung geschickter ausgenützt als durch Bildung entwickelt werden. Wieviele Zigarettensorten, wieviele Kraftwagen, wieviele Schöpfungen der Mode präsentieren sich in einem Rahmen, der durchaus dem pflanzlichen, blumigen Eindruck eines wenn auch illusionären Paradieses entspricht! Und auch der Erfolg solcher Werbung beweist das Vorhandensein von Fragmenten jener neuen Erkenntnis, die benötigt wird, um wieder in »das Paradies« zurückzugelangen: die Erkenntnis, dass jene Vertreibung aus dem Paradies von einst nicht auf einem Sündenfall, sondern auf einem tragischen Irrtum beruhte: nämlich, dass die Erkenntnis der geistigen Potenz und der mit ihr geschaffenen menschlichen Eigenwelt, der technischen Zivilisation, den Menschen aus der Welt der Natur gelöst habe. Es besteht gar keine Polarität Mensch—Natur, sondern nur eine Einheit — und das zu erkennen und zu respektieren, ist der Weg in das neue Paradies.

Dem Menschen als Art, als Population, der Menschheit also scheint diese Erkenntnis schwerzufallen — der Mensch als Einzelwesen oder als Gruppe ist aber auf dem Wege zu ihr. Und dabei fällt offenbar wieder der Pflanze oder der Pflanzenwelt eine Schlüsselrolle zu — mehr als dem Tier, das man sozusagen als auf dem Weg zum Menschen steckengeblieben ansehen kann und ja auch immer mehr oder weniger vermenschlichen möchte.

Der einzelne Mensch strebt immer wieder seit jenen frühen Zeiten, über die blosse Nutzung hinweg, konkrete und enge Beziehungen zu Pflanzen als individuellen Lebewesen an. Nun wird sich niemand einem Lebewesen zuwenden, ohne den Wunsch zu spüren, es zu fördern und zu pflegen. Diese edle Absicht sucht der Mensch auf zwei Wegen zu verwirklichen, entsprechend den beiden Möglichkeiten, engere Beziehungen zu anderen Wesen herzustellen: indem man sie »zu sich einlädt« und sie, wenn sie sich gut dem eigenen Leben anpassen, zum Bleiben veranlasst — oder indem man sie möglichst oft und regelmässig an ihrem Lebensort besucht. Beide Wege zur Pflanze gingen oft parallel und laufen heute zusammen. Sie seien etwas näher betrachtet.

Die Haltung und Kultur der Pflanzen in menschlicher Nähe und Obhut führte zum Pflanzenbau im weitesten Sinne: Acker-, Wein-, Gartenbau; der wirtschaftliche Aspekt sei aber hier bei der Betonung der individuellen und variablen Beziehung Mensch—Pflanze beseite gelassen. Diese Beziehung entstand im Garten, der — es spricht viel dafür — auch der Ursprung allen Pflanzenbaues war und als dessen Vorläufer wohl die wenigen Pflanzen gelten konnten, die die noch auf der steinzeitlichen Sammelstufe stehenden Eingeborenen bei ihren Häusern anpflanzen. Es ist ja weder in Gedanken noch in der Tat ein weiter Weg, die in der Natur irgendwie als nützlich oder interessant erkannten Pflanzen dort fortzunehmen und sie in die Nähe des Menschen zu bringen, sie dort einzupflanzen in einem Bereich, den man dann schützen musste, den man umhegte, umzäunte und der den Namen Garten erhielt. Dort fanden sich alle die Pflanzen wieder, ob sie nun Nahrung, Heilmittel, Farben, Holz, Waffen lieferten oder auch nur der Schönheit dienten. Die bunte Mischung, die vielen Zwecke, der bald erlernte differenzierte Umgang, die Fülle, Üppigkeit, das Ernten — das alles verkörperte sich im Begriff des Gartens.

Man ist versucht, hier eine Geschichte des Gartens einzuflechten, doch das würde den Rahmen dieses Beitrages überschreiten. Mir scheint aber, dass diese Geschichte des Gartens zu sehr unter dem Aspekt der Gartenkunst betrachtet wurde, und zu wenig unter dem der individuellen Beziehung Mensch—Pflanze. Die Gartenkunst, die die Pflanze einem Entwurf oder Plan »unterwerfen« musste, dem sie sich einzuordnen hatte, musste sich zwischen Pflanze und Mensch schieben. Kunst muss ja erfasst, d. h. empfunden oder verstanden werden können; das bedarf neben der Bereitschaft von Seele und Geist der Bildung, und diese ist nun einmal an bestimmte gruppenspezifische Voraussetzungen gebunden. Und so mag die Gartenkunst manchem Pflanzenliebhaber die Pflanze entzogen, ja verfremdet haben, wenn wir nur an die strengem Schnitt unterworfenen Pflanzen in den italienischen und französischen Gärten denken. Doch das gilt ebenso für die »natürlich« wirkenden Pflanzen und Pflanzenanordnungen in chinesischen oder englischen Gärten, wo alle Kunst, die auf sie verwendet wurde, darauf abzielt, sie als Werk der Natur erscheinen zu lassen. Auch waren diese Gärten nicht besonders reich

an Blumen, ja, die japanischen und nach ihnen die englischen Gärten scheuten sogar die Blumen, sie waren Grüngärten.

Hier mag vielleicht eine Ursache liegen für den noch heute zu beobachtenden mangelnden Respekt des Einzelmenschen vor städtischen »Grünanlagen«, und es ist beklagenswert, dass auch in der Amts- und Fachsprache häufig nur von dem im Grunde wesenlosen »Grün« statt von Pflanzen die Rede ist. Der Weg vom anspruchslosen, der Einzelpflanze verbundenen Gartenschöpfer über den Gartenarchitekten zum modernen »Grünplaner« läuft stets Gefahr, sich vom Pflanzenindividuum zu entfernen und daher von vielen Menschen missverstanden zu werden, die das architektonische Element im Garten (und auch in der Landschaft) irgendwie als unpassend betrachten. Hinzu kommt, dass entgegen jeder Erwartung die Gärten vergehen, die Pflanzen trotz ihres kurzen Lebens aber bleiben, weil sie immer wiederkehren. Man denke nur an die Mühe, die man heute aufwendet, um historische Gärten früherer Jahrhunderte zu erhalten. Die Pflanzen dagegen, die in diesen Gärten gepflanzt worden waren, sind — manchmal sogar als »Unkräuter« — in die Natur oder in Bauerngärten entwichen, wo sie als Naturformen der heute so hochgezüchteten Gartenblumen oft freudig begrüsst werden.

Denn auch in der gärtnerischen Beziehung zur Einzelpflanze steckt ein verfremdendes Element: das Streben nach angeblich »besserer« Natur, durch Züchtung die Naturformen so weit wie möglich zu übertreffen. Der Mensch möchte auch Pflanzen »erschaffen« — und vergisst, dass er eigentlich nur bereits vorhandene, schlummernde Anlagen des Erbgutes weckt und entwickelt und sich nicht scheut, Missbildungen und Krankheiten seinen Zuchtzielen dienstbar zu machen. Mit dieser »Verbesserung« der Natur ist oft eine unverständliche Verminderung der Vielfalt verknüpft. So soll sich z. B. die geradezu phantastische Formenfülle der Orchideenblüten einer möglichst einheitlichen »runden und geschlossenen« Form unterordnen!

In der Umwelt der technischen Zivilisation hat der Garten nicht mehr überall Platz; er wird auch oft zu einem Symbol des Besitzes und dadurch unsozial, wobei die eigentliche Beziehung zur Pflanze wiederum gefährdet wird. Und schliesslich wird sie reduziert zum »Gartenfragment«, das der Blumenstock auf der Fensterbank oder am Haus, letztlich sogar der kurzlebige Blumenstrauss darstellen. Erst neuzeitliche Methoden haben dieses in der Wohnung am engsten mit dem Menschen verbundene pflanzliche Dasein durch Wintergärten oder Blumenfenster erweitert und erleichtert. Doch von immer zahlreicher werdenden Menschen wird in ihrer immer mehr zunehmenden Freizeit die direkte Beziehung zur Pflanze, der Umgang mit ihr gesucht, wie er heute etwa mit dem Satz »Gärtnern um des Menschen willen« sehr gut gekennzeichnet wird. Gleiche Interessen verbinden, und die Menschen, die sich den Gärten oder auch der Pflege and Haltung bestimmter Pflanzen in Gärten, Blumenfenstern oder sogar kleinen Gewächshäusern widmen, finden sich in immer grösserer Zahl zusammen in besonderen Pflanzenliebhaber-Gesellschaften. Sie alle vereinen sich, wenn auch nicht frei von Sektierertum, in dem Wunsch, Pflanzen und Blumen in der Nähe und Obhut des Menschen zu halten — bewusst oder unbewusst als Rest jener alten Einheit Mensch — Pflanze — Natur, deren Wirklichkeit jedoch meist noch nicht erkannt wird. Denn der Weg zurück ist verwachsen.

Dieselbe alte Einheit Mensch—Natur wird, oft ebenso irrend, gesucht auf jenem anderen Weg, die Beziehung zur Pflanze am Ort ihres Vorkommens in der Natur herzustellen. Dieser Weg ist gegenüber dem Garten viel neuer, z. T. aber aus ihm hervorgegangen.

Die alten Kräuterbücher aus dem späten Mittelalter machen noch keine Unterscheidung zwischen Garten- und Wildpflanzen, der Kohlkopf aus dem Garten ist darin genauso liebevoll abgebildet und beschrieben, wie das Buschwindröschen aus dem Wald. Erst später lenkt man die Aufmerksamkeit mehr auf die »echten« Wildpflanzen und wendet sich mehr und mehr von den Pflanzen ab, die als Kultur-, Garten- und sie begleitende Unkrautpflanzen irgend etwas mit den Menschen zu tun haben. Das geht bis in die hohe Wissenschaft: nichts ist z. B. so wenig geklärt wie die Taxonomie der

Kulturpflanzen oder Kulturfolger, und die meisten botanischen Exkursionen durchmessen eilends und achtlos weite Strecken Kulturvegetation, um zu letzten, isolierten Resten natürlicher Pflanzenbestände (oder was man dafür hält) zu gelangen.

Dieses Streben zur »echten Naturpflanze« in der »wahren Natur« ist nicht, wie es scheinen mag, der konsequentere »Rückweg zum Paradies« im Sinne unseres Gedankenganges, sondern eine Bestätigung, ja Verfestigung jener falschen Gegensätzlichkeit zwischen Mensch und Natur. Und so trägt auch der Naturschutz — der sich folgerichtig aus diesem Streben entwickelte — von vornherein einen Zwiespalt mit sich. Naturschutz stand zunächst auf einer mehr gefühlsmässigen, romantischen Grundlage, wurde dann auch als ethisch-moralische Pflicht empfunden und öffnete sich erst später dem schon etwas rationelleren Zweck der Erhaltung pflanzlichen (und tierischen) Reichtums in seiner ganzen Fülle; die ursprüngliche, schlichte Beziehung Mensch—Pflanze (bzw. Tier) musste sich auf diesem Wege kräftig mit Ideologie anreichern.

Die grossen Erfolge der Naturschutzarbeit in der Erhaltung einer schönen, artenreichen Natur in unserer Landschaft, die wir dem Einsatz vieler Idealisten verdanken, sollen damit nicht geschmälert werden. Aber sie vermochten den erwähnten Zwiespalt nicht zu überbrücken, der aus einem weiteren Grunde noch verschärft wurde.

Wo sich der Naturschutz um wenige Individuen seltener Pflanzen oder um kleine Fundorte kümmert — wie es ja zumeist der Fall ist —, da wird er unvermeidlich zu einem statischen Element in einer stets dynamischen Natur, in der obendrein noch menschliche Massnahmen eine verborgene ökologische, für die geschützten Lebewesen existentiell wichtige Rolle spielen können. Wenn nun der Naturschutz alles Menschliche ausschaltet, wird er oft selbst fragwürdig und verfehlt sogar sein Ziel. Dem ängstlichen Bewahren der gefährdeten Pflanzen an ihren Wuchsorten, das ihre Geheimhaltung erfordern würde, widerspricht die Flut von Bildern, Filmen, Fernsehsendungen und Wortschilderungen, mit der diese schutzbedürftigen Wesen geradezu an die Öffentlichkeit gezerrt werden. Diese aber ist nun einmal empfänglich für »Sensationen«, die obendrein jene verborgenen Beziehungen zur Natur ansprechen. So bricht man auf, diese Pflanzen draussen zu entdecken und zu erleben, und das kann ihr Ende bedeuten. Und der Naturschützer verkennt auch den alten menschlichen Jagd- und Sammeltrieb, das Bestreben, Pflanzen in eigene Obhut zu nehmen, das ja der erste Weg zur Pflanze war. Hier wird es sogar durch das vermeintliche Bewusstsein, etwas Gefährdetes zu retten, noch verstärkt. In der Tat sind auf diese Weise manche Rettungen geschehen, aber häufig sind sie in dieser Form unzweckmässig oder unerwünscht. Viele Menschen verstehen aber nicht ohne weiteres, dass man sie auf etwas Schönes in der Natur hinweist und ihnen dann verbietet, es an sich zu nehmen. Sie

verstehen auch nicht den eigentümlichen Fundorts-Fetischismus, dem der Naturschützer nicht selten verfällt, und der sich ableitet aus dem Irrtum, den Wuchsort einer Pflanze als etwas ein für allemal Gegebenes zu sehen, ihn in dem Moment zu heiligen, wo die seltene Pflanze dort erscheint — dann kann sogar aus Kulturland plötzlich »wahre Natur« werden!

Und so kommt es in dem einen Ziel, mit Pflanzen in enger Beziehung zu leben, umzugehen und sie zu erhalten, zu sonderbaren Gegensätzlichkeiten, ja erbitterten Anfeindungen, obwohl nichts näher liegt, beide Wege wieder zusammenzuführen. Hier scheint mir der Naturschützer den grösseren Schritt tun zu müssen. Er missachtet bisher den Garten, denn für ihn ist der wirkliche Garten der »Garten der Natur«, die er damit aber als aussermenschlich ansieht. Der Gärtner dagegen sieht sich sozusagen im Mittelpunkt der Natur; sein Fehler ist, die Zusammenhänge der Pflanzen in und mit der Natur zu wenig oder falsch zu beurteilen, die Naturpflanze zu unterschätzen. Auf beiden Seiten rühren die Schwierigkeiten jedoch aus einer trotz allen nahen Umgangs mangelnden Kenntnis des pflanzlichen Lebens her. Dessen Wesen ist dem Menschen an sich schon fremd und in seinen letzten Zusammenhängen auch heute noch nicht verständlich. Vor allem aber zeigt sich hier der Nachteil der Tatsache, dass Gärtner wie Naturschützer die Pflanze immer zu sehr als Individuum gesehen haben und zu verstehen suchten. Die Pflanze ist aber nicht nur Individuum, sondern ist auch Glied einer supraindividuellen Organisation, deren Kenntnis, ja deren Zur-Kenntnis-Nehmen erstaunlich lange auf sich warten liess.

Erst seit 40 Jahren gibt es eine Pflanzensoziologie, heute meist Vegetationskunde genannt, die sich mit der Organisation des pflanzlichen Lebens und seiner Einpassung in die Umwelt oberhalb des Individuums befasst und berufen wäre, die Brücke auch zwischen Gärtner und Naturschützer zu schlagen. Bezeichnend ist, dass die Vegetationskunde mehr von Liebhabern, d. h. nicht- oder nebenberuflichen Botanikern betrieben wird, während sie innerhalb der Botanik selbst eine nur untergeordnete Rolle spielt. Das entspricht wieder dem Verhalten im bisherigen, jahrhundertealten Umgang mit der Pflanze: Offenbar ist es viel leichter, eine Beziehung herzustellen vom klar fassbaren Individuum Mensch zum ebenso klar abgrenzbaren Individuum Pflanze, während oberhalb der Individualebene sich die Grenzen verlieren. Interessanterweise gibt es in der Vegetationskunde selbst die meisten Diskussionen immer noch um die Abgrenzung der Pflanzengesellschaften, also der überindividuellen Einheiten, weil der Mensch offenbar eine Vielfalt schlecht erfassen kann!

Das Individuum Pflanze braucht eine bestimmte Gesellschaft, um gut und dauerhaft zu gedeihen und diese repräsentiert wiederum eine bestimmte Beschaffenheit der Umweltfaktoren — oder die Umweltfaktoren bedingen eben diese Gesellschaft samt der von uns gesuchten Individualpflanze. Wer also

ernsthaft die Beziehung zur Pflanze sucht, an ihr Anteil nimmt, wozu ja immer das Bestreben gehört, sie zu fördern und zu pflegen, darf sie nicht oder doch nur bis zu einem bestimmten Grade aus ihrer Gesellschaft lösen, denn jedes Lebewesen hat eine gewisse Anpassungsfähigkeit. Von dieser Einsicht her können also jene beiden angeblich gegensätzlichen Wege vereint werden, da sich ihre Prinzipien nicht widersprechen: im Gärtnerischen das Prinzip des Zusammentragens am umhegten Ort, der Vielfalt, des »Sortiments«, das sich nicht auf eine oder wenige Arten beschränkt; im Naturschutz das Prinzip der konsequenten Erhaltung, verbunden mit der Erkenntnis und Erhaltung auch des Standortes und seiner nachschaffenden Kraft. Diese Ziele kann man in der Nähe des Menschen, im Garten, genauso wie in der Natur verfolgen, wo ja nichts konstant ist, sondern wo man auch oft genug genötigt ist, eine Pflanze von einem gefährdeten Platz an einen anderen, geschützten zu verpflanzen und sie dort zu pflegen — und das ist ja gärtnerische Arbeit!

Aber dazu genügt es nun nicht mehr, die Pflanze nur in der Nähe zu haben, um sie zu erleben und mit ihr zu leben, sondern man muss mehr über sie lernen: sich selbst belehren oder von ihr belehrt werden.

Diesem Bedürfnis wird heute in zunehmen dem Masse entsprochen, und auch der Wissensdurst nimmt zu. Bildbücher und Schriften, Fernseh- und Rundfunksendungen ermöglichen die individuelle Wissensaneignung für den Umgang mit der Pflanze im Garten und in der Natur, wo die Belehrungsmöglichkeiten neuerdings auch durch Naturlehrpfade wahrgenommen werden.

Solches Lehren und Lernen zielt auf alle Menschen und nicht nur auf die Berufe, die seit altersher den Pflanzen besonders gewidmet sind: den Gärtner, den Bauern, den Forstmann. Gärtner und Forstmann sind es wohl, die die innigste Beziehung zur Pflanze haben, weil sie einst nicht wie der Bauer zuerst vor der gerodeten und zu bestellenden Bodenfläche standen, sondern schon vor der Pflanze selbst.

Das eigene Ethos dieser Berufe gibt ihnen noch heute ein starkes Selbstverständnis und -bewusstsein, am stärksten ausgeprägt wohl bei dem Beruf, dem die majestätischsten und langlebigsten pflanzlichen Erscheinungen anvertraut sind: dem Forstmann. Seit altersher geniesst der Wald teils scheue, teils romantische, teils bewundernde Verehrung, ist oft Sitz alter Immunitäten, Regale, Sonderrechte, ist Hoheitsraum mit eigenen Gesetzlichkeiten. All das hat den Forstmann, der ja als einziger dieser Berufe sogar eine Uniform trägt, mit einem verständlichen, heute aber wohl nicht mehr ganz zeitgemässen Elitgefühl erfüllt; ein Rest alter Hierarchien lässt den Forstmann noch heute im Walde schalten und walten, ohne dass ihm viel hineingeredet wird. Immerhin hat er aber wohl als erster die Lektion begriffen, die die soziologische, überindividuelle Betrachtung der Pflanze uns erteilt: der Wald ist weit mehr als eine Ansammlung von Bäumen, sondern eine langlebige Gemeinschaft, zu der auch Nichtholzpflanzungen und Tiere gehören — und auch die Menschen.

So gesehen, kann der Wald als Lebensgemeinschaft, wo das doch so eindrucksvolle Individuum Baum ganz zurücktritt, als Modell gelten für eine Betrachtung der Pflanze und der Pflanzenwelt, die unserer modernen Zeit angemessen ist, in die sie ebenso und gleichwertig hineingehört wie wir Menschen. Er gewährt Einsicht in Zusammenhänge, deren Kenntnis teils verloren geht, teils gewollt oder ungewollt unterdrückt wird. Wir machen den Schritt von der Pflanze zur Natur.

Aus der alten Einpassung in die Natur ist der Mensch hinausgetreten und hat sich mehr und mehr seine eigene Umwelt geschaffen. Sein Geist ersann die Technik als gigantisches Werkzeug dazu, Handel und Wirtschaft als Motor des Fortschrittes, die Grossstadt als Inbegriff der Zivilisation. Hat der Mensch sich aber damit, wie er meint, von der Natur freigemacht? Ist seine Nahrung etwa technischen Ursprungs? Wohin sind die Autoschlangen der Wochenenden gerichtet? Womit werben die Plakate der Reisebüros?

Diese Fragen werfen eine noch weitergehende Frage auf: ob eine naturunabhängige Eigenumwelt des Menschen möglich oder überhaupt wünschbar, ob sie nicht doch eine anmassende Zweckkonstruktion ist. Sie scheint dennoch ein ernsthaft verfolgtes Ziel des strebenden menschlichen Geistes zu sein, erwachsen aus den technischen Möglichkeiten, die oft schon »besser« als der Mensch zu sein vorgeben. Wie lästig sind die Merkmale des Lebewesens Mensch bei der Eroberung ausserirdischer Räume, wie hinderlich ist sein Bedürfnis nach Nahrung, Wasser, Schlaf, seine Bindung an organische, erdgebundene Vorgänge, an eine Umwelt, die er doch hier endgültig abstreifen möchte!

Immer wieder, und wohl nicht ohne Groll, muss der Mensch erkennen, dass er ein Wesen der irdischen Natur, ein biologisches Geschöpf ist. Doch seine entsprechenden Merkmale und Eigenschaften sind ihm meist nur eine Last oder — wie im Fall von Alter und Krankheit — unabwendbares Schicksal, manchmal auch nur blosse Kuriosa oder prickelnde Abwechslung, wenn man an die Sexualität denkt. Fast immer werden sie nur oberflächlich zur Kenntnis genommen und in ihrem Wesen kaum verstanden. Dazu kommt, dass in jeglicher Erziehung und Bildung, aber auch in Religionen und Weltanschauungen Grundtatsachen des Lebens nicht nur eine untergeordnete Rolle spielen, sondern z. T. sogar verleugnet werden, und wenn man sie zur Kenntnis nimmt, bleiben sie meist, wie gesagt, auf der Ebene des Individuums stehen und behandeln nicht die Gesetzmässigkeiten seiner Umweltbindung und -abhängigkeit, die allein die bessere Einsicht und das bessere Verständnis versprechen. Dieser Mangel ist sogar in hohen naturwissenschaftlichen Kreisen zu beobachten: Forschungsvorhaben über die höchstorganisierte Ebene des Lebens, die Lebensgemeinschaften und Ökosysteme, in die der Mensch herrschend und zugleich beherrscht hineingehört, finden selten grosszügige Förderung. Ein sechsstelliger Betrag für ein Superelektronenmikroskop zur molekularbiologischen Forschung wird bewilligt, dieselbe Summe für Forschung über Ökosysteme gewöhnlich nicht, weil es hierfür kein Gerät gibt und die Tatsachen durch Forscherteams mühsam gesammelt werden müssen, und dazu noch mit einfachen, als primitiv angesehenen Methoden. Welch erstaunlich naive Technikgläubigkeit der Wissenschaft, die es eigentlich besser wissen müsste!

Kein Wunder, dass Natur bei solcher Einstellung das Grobe, Ungeschlachte, Rohe ist, wie es zum Ausdruck kommt in Begriffen wie Naturbursche, Naturkind, was man verfeinern und verbessern muss. Aber gibt es nicht auch eine ganz andere Auffassung: Natur als das Wertvolle, Kostbare, Wirksame, das Heil schlechthin? Man bevorzugt naturreinen Wein, man traut der Naturheilkunde mehr als der Schulmedizin, obwohl doch jede Heilung, auch wenn sie durch chemische Mittel beschleunigt wird, immer noch ein Naturvorgang bleibt. Und daneben steht auch noch die Natur als das Ungewöhnliche, Seltene, Herausfordernde, ein Objekt exklusiven Sports: man dringt in sie wie in eine fremde Welt vor, um sich nach der Rückkehr bewundern und feiern zu lassen. Diese so verschiedenen Auffassungen von Natur stehen heute gewichtig nebeneinander, und aus ihnen muss und wird wieder die eine, wirklichkeitsgetreueste und übergeordnete Auffassung von der Natur hervorgehen, die diese als das bergende, tragende und versorgende Element, ja Substrat der Erde sieht.

Freilich fordert sie die Erkenntnis und den Respekt vor dem »ökologischen Grundgesetz«, das sich im Wald wie in jeder Pflanzen- und Lebensgemeinschaft zeigt und durch die Dreiteilung der Lebewesen in die Erzeugenden, Verbrauchenden und Abbauenden charakterisiert wird. Die Erzeugenden sind die Pflanzen — ob wir sie schätzen, verehren, bekämpfen oder nicht beachten; sie allein sind imstande, Sonnenenergie in Nahrungsenergie umzuwandeln. Und das Gesetz will, dass sie verzehrt werden und doch nicht verschwinden dürfen, dass sie mit den Verzehrern sterben und dem Abbau unterliegen und aus den abgebauten Substanzen neu aufgebaut werden. Um diese gegensätzlichen, doch lebenswichtigen Vorgänge im Gleichgewicht zu halten, entstand in der Natur die riesige Fülle der lebenden Wesen, die sich in sich selbst ausgleicht und reguliert in einem vollendeten Gleichgewicht.

Je abwechslungs- und artenreicher eine Landschaft ist, um so besser verläuft die Selbstregulierung, um so gleichmässiger ist ihre Produktivität, um so höher auch ihre Stabilität. Jedes Lebewesen fand und findet darin für die Spanne seines Daseins seinen Platz und auch seine Aufgabe. Dieses Gleichmass von Vergehen und Wiedererstehen, von Erzeugen, Verbrauchen und Zerfallen hat aber über Jahrmillionen hinweg nicht nur funktioniert, sondern sogar eine Höherentwicklung des Lebens hervorgebracht, die ja bis zum Menschen führte und ihm, dem erstmals mit Geist und Verstand ausgestatteten Wesen, an der weiteren Entwicklung eine Mitbestimmung einräumte.

Vielleicht ist dies die eigentliche Erkenntnis, die wir über den Weg der Pflanze und ihrer strengen Umweltbindung erringen können: wir Menschen können, sollen und müssen mitbestimmen mit den Kräften der Natur — denn allein zu bestimmen, zerstört die Grundlagen unserer Existenz. Mitbestimmen schliesst wirkliches Tolerieren ein, ohne dass dieses Selbstzweck werden darf; denn dann geriete man ins andere Extrem. Die Natur zeigt auch dafür ein bewährtes Vorbild: Verzehren und doch immer wieder Neu-Entstehen-Lassen in der langen Kette, ja Vernetzung zahlloser verschiedener Individuen. Zwar hat der Mensch die Bedeutung des Individuellen begriffen, aber nicht den Sinn ihrer Vielfalt und Fülle in der Natur — obwohl er eben diese Vielfalt in der menschlichen Gesellschaft stets als erstrebenswert bezeichnet. Gewiss, er musste sich als Letztankömmling in der Natur Platz schaffen in der Fülle der schon existierenden Organismen. Doch er verlernte dabei auch das Prinzip des Erhaltens, um später dem Extrem des Schutzes zu verfallen.

Aber auch das Erhalten ist weniger spektakulär als das Zerstören und Neuschaffen, ist scheinbar nicht mit Aktivität verbunden. Kommt man zu einem jener noch in paradiesischer Ruhe und praktisch in der Steinzeit lebenden Eingeborenenstämme, so trifft man kontemplative Menschen, die nicht viel tun. Und dann pflegen aktive Menschen hochzivilisierter Länder auszurufen: Was könnten diese »Kanaken« aus ihrem Land machen, wenn sie nicht so »faul und konservativ« wären! Nichts kennzeichnet den Unterschied besser. Die »Kanaken« begreifen ihre Umwelt als das Substrat, aus dem sie leben. Dem Hochzivilisierten ist die Umwelt Objekt, aus dem man »etwas macht«, als sein Substrat betrachtet er dagegen die technische Zivilisation, obwohl diese seine organischen Bedürfnisse gar nicht erfüllt!

Die Geschichte der Beziehungen Mensch—Pflanze—Natur konnte hier nur angedeutet werden, sie harrt noch ihrer gründlichen Bearbeitung und Darstellung. Halten wir fest, dass Pflanzen Lebewesen von anderer Art als wir und die Tiere sind und dass wir sie als die Erzeugenden in alle Zukunft weiter-

hin benötigen werden. Wir müssen sie deswegen immer wieder verbrauchen, vernichten, aber auch pflegen und erhalten in ihrer ganzen Fülle. Denn sie sind eben nicht nur die Erzeugenden, sondern auch Lebewesen, die Räume schaffen und wohnlich machen, die Umgebung verschönern und verbessern. Selbst in unsere moderne Zivilisation wirken sie mit Kräften hinein, die man kaum ahnte: sie reinigen die Luft von Staub, brechen die Schallwellen schädlichen Lärms, mildern lästige Winde und Unwetter in Stadt und Land, sind wichtige Glieder im Kreislauf und in der Reinhaltung der Gewässer. Und diese Funktionen erfüllen sie um so besser, je vielseitiger sie als Pflanzengesellschaften, also überindividuelle Organisationen aufgebaut sind.

Sieht man die Pflanzen konsequent als Lebewesen, so haben sie seitens des Menschen bis heute schamlose Unterdrückung, rücksichtslose Ausbeutung, gnadenlose Vernichtung, ungläubiges Bewundern, religiöse Verehrung und naive Freude erfahren. Das alles gibt es unter den Menschen auch und muss von ihm teils überwunden, teils gesteuert, teils ausgeglichen werden, um die menschliche Gesellschaft funktionsfähig zu erhalten. Was braucht es noch, um diese Beziehungen auch auf die Pflanzen auszudehnen als Gemeinschaft der Lebewesen, an die wir gebunden sind in der Weiterentwicklung dieser Erde, die uns allen am Herzen liegt?

Die Pflanze wird immer ein unbequemer Mahner bleiben durch ihre Bindung an naturhafte Abläufe, die der Mensch nicht bezwingen, sondern nur vernichten oder fördern kann. Wir müssen also unser Handeln auch nach ihr richten — was uns nicht hindert, ihre Lebensprozesse zu unserem Vorteil zu beeinflussen, nachteilige Umwelteinflüsse auszuschalten und alles das zu tun, was man als »Pflanzenkultur« bezeichnet. Und so gesehen, stellt das Verhältnis Mensch—Pflanze—Natur ein innermenschliches, ein geistiges Problem dar; es steckt keine Polarität darin, sondern es sind nur Stufen in einer einzigen Ganzheit. Natur ist nicht und nicht nur ausserhalb des Menschen, sondern sie ist auch in uns. Daher sind Naturschutz und -erhaltung eigentlich kein Ziel, sondern ähnlich wie Abrüstung oder Weltfrieden, Voraussetzung für ein sinnvolles Leben, und sollten sich eines Tages selbst aufheben. Der Weg dorthin führt über Tausende individueller Beziehungen von Mensch zu Pflanzen, zur Pflanze als einem andersartigen Lebewesen, nicht wie dem Tier dem Menschen ähnlich, grundlegender in der Gesetzmässigkeit des Lebensablaufes und in seiner Bindung an die Umwelt. Die Versenkung in die Pflanze, ein Zeichen hoher Kulturen der Menschheit, nähert uns nicht nur immer wieder diesem Ziel, sondern ist auch die Erholung, die Entspannung vom brausenden Leben der technischen Zivilisation und seinen unerhörten Ansprüchen. In seiner Schrift »Fragment der Natur« fordert GOETHE, dass man sich »durch das Anschauen einer immer schaffenden Natur zur geistigen Teilnahme an ihren Produktionen würdig machen« solle. Professor von Soó hat ein wissenschaftliches Leben lang die Forderung GOETHE's beherzigt und sich

mit gleicher Intensität sowohl mit der Flora, also den einzelnen Pflanzenarten, als auch mit der Vegetation beschäftigt. Dafür sei ihm dieser Aufsatz in Respekt und Dankbarkeit gewidmet.

LITERATUR

1. Arvill, R. (1967): Man and environment. Harmondsworth/England: Penguin Books.
2. Dasmann, R. F. (1968): Environmental conservation. London: Wiley & Sons.
3. Jünger, F. G. (1960): Gärten in Morgen- und Abendland. München/Esslingen: Bechtle-Verlag.
4. Schwabe, G. H. (1963): Ist Naturschutz möglich? — Rundschreiben des Arbeitsausschusses des Freideutschen Konvents Nr. 88, 319—363. (Bonn—) Bad Godesberg.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1–4), pp. 115–128 (1973)

ZUR ÖKOLOGISCHEN CHARAKTERISIERUNG VON MITTELGEBIRGEN UND IHREN MONTANEN WALDGESELLSCHAFTEN NACH KLIMAFAKTOREN I

Von

F. K. HARTMANN

FORSTLICHE FAKULTÄT DER UNIVERSITÄT GÖTTINGEN

(Eingegangen: am 1. Januar, 1973.)

The climatic associations of medium high mountains as well as those of the Alps and the Carpathians are principally characterized by height levels and the respective climate data. Forest stages and wood associations show a remarkable dependence on the climatic conditions and on the soil and water regimes of their habitat. It has been attempted in several papers by the author and his co-workers, and in collaboration with the "Deutschen Wetterdienst", to clarify the extent to which the development of forest associations on suitable substrates are formed by the sum total of the affecting climatic factors within the climatic hight levels and soils. For the characterization of the heat regime the sum of the daily average temperature values $> 8\,^{\circ}C$ as well as vegetation period and mean temperature values (from 1st May to 30th September) were used. Furthermore, vegetation period was assessed according to duration and to mean temperature and precipitation values, as total precipitation and its effects as regards luff and lee. Concerning macroclimate the upper and lower boundaries of the forest zone show the corresponding increase in temperature from the north towards the south.

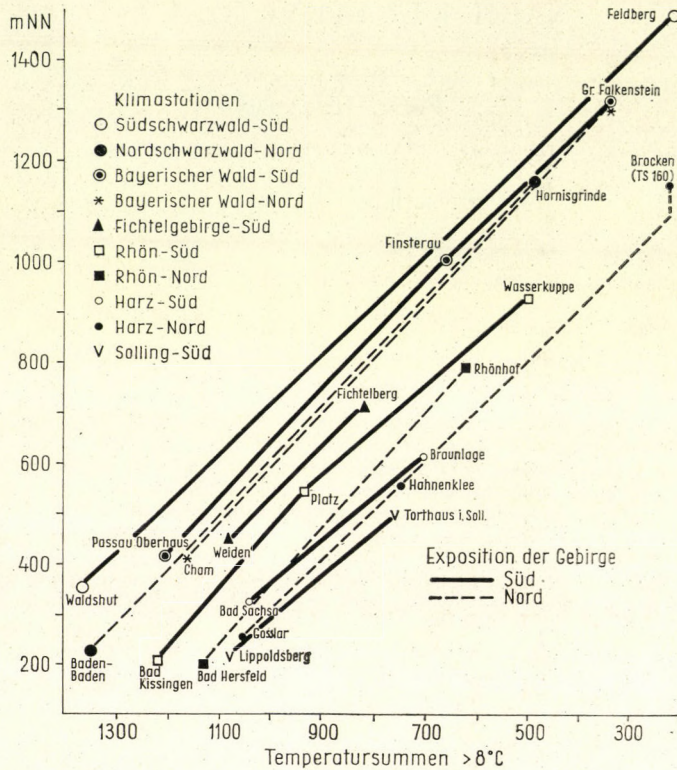
No more than a sketchy presentation of the changes in regional and local climatic conditions, including the micro-climatic researches as, for example, the ones conducted by Professor Soó already in 1928, could be given in the present study (e.g. HARTMANN and SCHNELLE 1970, HARTMANN 1972, etc.)

Von den Standortsfaktoren, die das Auftreten der Waldgesellschaften im Gebirge bewirken, sind die klimatischen die primär wichtigsten, da sie das Gefälle der Entwicklung zu Schlussgesellschaften (Klimaxgesellschaften) bedingen und diese sich nach Höhenbereichen in Verbindung mit bestimmten (Schatt- oder Sonn-) Hanglagen anordnen.

Wir haben in Zusammenarbeit mit dem Deutschen Wetterdienst (HARTMANN und SCHNELLE 1970, Ref. HARTMANN 1972) bestimmte nord—südlich verlaufende Querschnitte von deutschen Mittelgebirgen auf bestimmte Klimafaktoren untersucht und dabei zur besseren Vergleichbarkeit der höhenregionalen Unterschiede u. a. die Temperatursummen für eine Vegetationszeit errechnet, die dem tatsächlichen Wachstumsbeginn der meisten Waldbäume, Holzgewächse und der Mehrzahl der Arten in der Krautschicht am nächsten kommen dürfte, nämlich die Temperatur vom Überschreiten eines Schwellenwertes der Temperatur von 8° C im Frühjahr bis zum Unterschreiten dieses

Wertes im Herbst, und für diesen Vegetationszeitraum auch die Niederschlagssumme ermittelt.*

In der hier vergelegten Abb. Nr. 1 ist der Zeitraum von 1931 bis 1960 zu Grunde gelegt.

Abb. 1

Es wurden die Temperatursummen > 8°C aus verschiedenen Gebirgen in Nord-, Süd- und Ost-Westschnitten graphisch dargestellt, so dass ein grossräumiger Vergleich der Gebirge möglich wurde. Um einen Überblick über den Verlauf der Gradienten zu verschaffen, hat F. Schnelle innerhalb der einzelnen Gebirge jeweils eine Talstation mit der oder den Gipfelstationen geradlinig verbunden. Dadurch wurde für die einzelnen Gebirge eine Ideal-

* Die hier mitgeteilten Werte für die Temperatur über 8° wurden wie folgt berechnet (und sind nicht unmittelbar vergleichbar mit den 1970 a.a.O. veröffentlichten). Beispiel: Monatsmittelwert 12,0°—8,0°—4° 4,0×30 Tage = 120. Die Berechnung 1970 a.a.O. Monatsmittelwert 12,0° erfolgte demgegenüber: davon kein Abzug = 12×30 = 360. An der Tendenz dieser beiden auf etwas unterschiedliche Berechnungsweise beruhenden Temperatursummenkurven ändert sich dadurch nichts.

Klimaverhältnisse in einem Geländequerschnitt der Nordwest-Sudeten

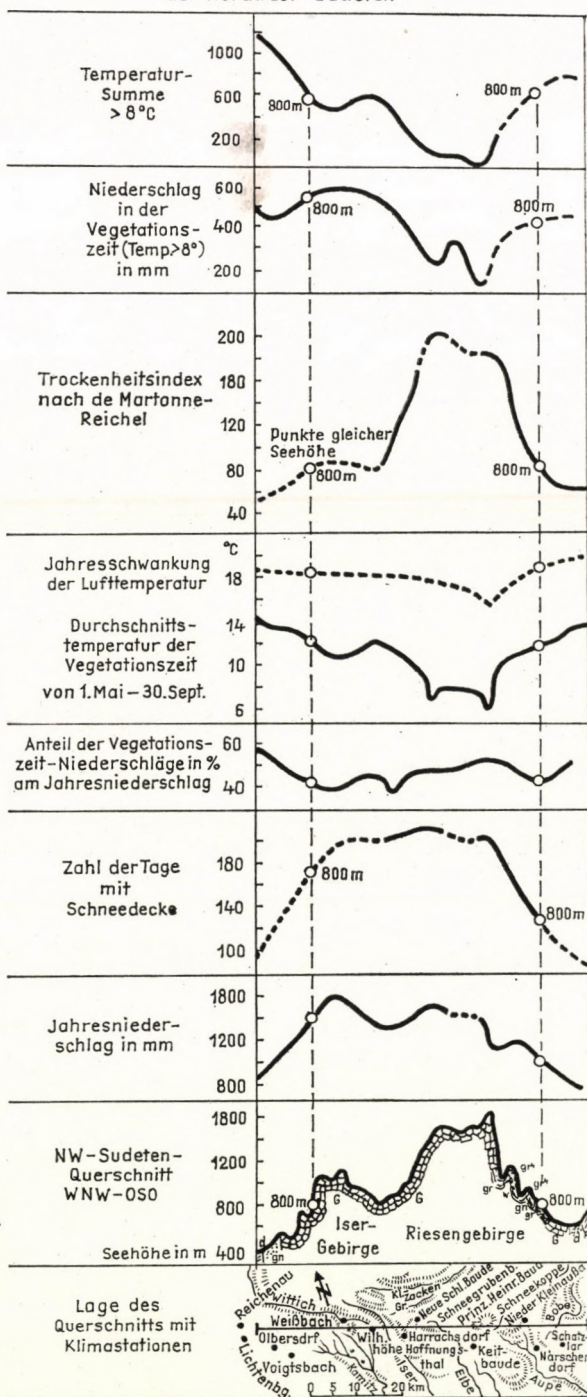



Abb. 2

linie konstruiert. Die Werte der einzelnen Stationen liegen in den verschiedenen Seehöhen infolge ihrer besonderen Lage bald etwas rechts (zum kühleren), bald etwas links (zum Wärmeren) von diesen Hauptverbindungslinien, was in Verbindung mit den weiteren Klimadarstellungen für die Klimaxassoziationen in verschiedenen Höhen- und Hanglagen jeweils zu berücksichtigen ist (vergl. hierzu auch die weiteren West-Ostquerschnitte durch Gebirge verschiedener geographischer Lage in Abb. 2–6.[1]

Wenn man die Abb. 1., in der die Temperatursummen $> 8°$ C für verschiedene Gebirge und deren Höhenlagen graphisch dargestellt sind, im einzelnen auf deren Lage in den Gebirgen hin durchsieht, so ergibt sich folgendes Bild: Entscheidend für den jeweiligen Verlauf der Gradienten der Temperatursumme ist für alle Gebirge die Höhenlage von der kollinen Stufe ihres Vorlandes bis zu den höchsten Lagen der montanen, hochmontanen und der im Mittelgebirge selten ausgebildeten subalpinen Stufe. In zweiter Linie erweist sich die geographische Lage des jeweiligen Gebirges von grosser Bedeutung (z. B. der Harz und Solling als nördlichste und kühlste Gebirge im Vergleich zu den süddeutschen wärmeren Gebirgen). Weiterhin ergeben sich Unterschiede durch die orographische Lage innerhalb der Gebirge (Nordteil oder Nordhänge bzw. Schattlagen gegenüber den Südseiten bzw. Südabfällen). Überträgt man diese graphisch ermittelten Werte in eine Tabelle, so ergeben sich folgende Differenzierungen in den Temperatursummenwerten $> 8°$ C:

Tabelle

Temperatursummen für verschiedene Gebirge und Höhenlagen aus der Periode **1931–1960**

mNN	Solling Süd	Harz Nord	Harz Süd	Rhön Nord	Rhön Süd	Fichtelgeb. Süd	Bayer Nord	Wald Süd	Schwarzwald	
									Nord	Süd
250	1050	1060	—	1080	1180	—	—	—	1320	—
500	750	800	830	(870)	970	1020	1080	1130	(1090)	(1210)
750	—	(540)	—	650	(650)	—	(830)	(880)	(860)	(950)
900	—	(390)	—	—	—	—	(700)	(750)	(720)	(800)
1100	—	170	—	—	—	—	(530)	(560)	540	(600)
1300	—	—	—	—			320	330	—	400

Temperatursummen ohne Klammer sind aus Klimastationen und ihrer näheren Umgebung ermittelt.

[1] Die Berechnung der Temperaturwerte über 8° erfolgte ebenfalls nach der erstgenannten Art, jedoch für die Periode 1881–1930, wie sie im Tabellenband (Bd. II) der Klimakunde des Deutschen Reiches (1939) veröffentlicht sind; für die Niederschlagswerte (ebendort) als Mittelwerte der Periode 1891–1930. Die aus der Tschechoslowskei bei früheren Bearbeitungen benutzten Mittelwerte sind wahrscheinlich für gleiche oder weitgehend entsprechende Zeiträume berechnet.

Klimaverhältnisse in einem Geländequerschnitt des Harzes
Temperatur-Summe > 8°C
1000
600
200
800 m
800 m
Niederschlag in der Vegetationszeit (Temp.>8°C) in mm
700
500
300
Trockenheitsindex nach de Martonne-Reichel
160
120
80
40
Punkte gleicher Seehöhe 800 m
600 m
800 m
600 m
Jahresschwankung der Lufttemperatur
°C
16
14
12
10
8
Durchschnitts-temperatur der Vegetationszeit vom 1. Mai bis 30. Sept.
800 m
Anteil der Vegetationszeits-Niederschläge am Jahresniederschlag %
60
40
Zahl der Tage mit Schneedecke
140
100
60
20
800 m
800 m
Jahresniederschlag in mm
1700
1300
900
500
Harz-Querschnitt WSW-ONO/SW-NO
1000
600
Seehöhe in m 200
800 m
800 m
800 m
Lage des Querschnitts mit Klimastationen
Leine
Oker
Zellerfeld
Clausthal
Ilse
Göttingen
Roringen
Scharfenstein
Schiuff
Ilsenburg
Hessen
Helmstadt
Sommerschenburg
Hamersleben
Wasserleben
Schlanstadt
Schmalzfeld
Gieboldehausen
Herzberg
Sieber
Oder
Brocken
0 5 10 20 km

Abb. 3

Klimaverhältnisse in einem Geländequerschnitt des Bayerischen Waldes
Temperatur-Summe >8°C
1000
600
200
800
Niederschlag in der Vegetationszeit (Temp.>8°) in mm
600
400
Trockenheitsindex
150
130
110
90
70
Punkte gleicher Seehöhe
Jahresschwankung der Lufttemperatur
°C
16
14
12
Durchschnittstemperatur der Vegetationszeit
Anteil der Vegetationszeit-Niederschläge am Jahresniederschlag
%
50
40
Zahl der Tage mit Schneedecke
160
140
120
100
80
Jahresniederschlag in mm
1800
1600
1400
1200
1000
Bayerischer-Böhmerwald Querschitt SW–NO
1400
1200
1000
800
600
400
Seehöhe in m 200
Br Arber 1457 m
Falkenstein 1313 m
800 m
gn
G
d
Regen
Vorderer
Hinterer
Bayerischer Wald
Lage des Querschnitts mit Klimastationen
N
Gotteszell
Arber 1456
Waldhaus
Metten
Rabenstein
Regen
Hurkenthal
Zwiesel
Studenbach
Deggendorf
Schaufling
Rusel
Buchenau
Berg
Reichenstein
Donau
0 5 10 20 km

Abb. 4

Klimaverhältnisse in einem Geländequerschnitt des Südschwarzwaldes
Temperatur-Summe > 8°C
Niederschlag in der Vegetationszeit (Temp.> 8°C) in mm
Trockenheitsindex nach de Martonne-Reichel
Punkte gleicher Seehöhe
Jahresschwankung der Lufttemperatur, °C
Durchschnittstemperatur der Vegetationszeit vom 1. Mai bis 30. Sept.
Anteil der Vegetationszeits-Niederschläge am Jahresniederschlag %
Zahl der Tage mit Schneedecke
Jahresniederschlag in mm
Baar
Südschwarzwald Querschnitt WSW-ONO
Seehöhe in m
Feldberg
Lage des Querschnitts mit Klimastationen
Freiburg
Staufen
Müllheim
Feldberg
Badenweiler
Belchen
Toal-Titi-see
Neustadt
Villingen
Schwenningen
Dürrheim
Donaueschingen
Pfohren
Rhein
Wiese
Wutach
Donau
BASEL
0 5 10 20 km

Abb. 5

Temperatursummen in Klammern sind aus der Graphik ermittelt. Das Beobachtungsmaterial wurde dankenswerterweise von Deutschen Wetterdienst zur Verfügung gestellt.

Daraus ergeben für die submontane Höhenlage um 500 m SH verhältnissmässig recht kühle Werte für die beiden nördlichsten Gebirge Harz (Nordteil 800° C) mit *Melico-Fageten* (unter 500 m), *Dentario-Fageten* (ab etwa 500 m) auf den reicheren Böden (Diabase, Gabbro und reichere Schiefer) und *Luzulo-Fageten* auf den ärmeren Böden (arme Schiefer, Kulmgrauwacken u.ä.) und der Solling mit 750° C (*Luzulo-Fageten* auf Buntsandsteinböden und Hochmooren). Ihnen schliesst sich auch, wie wir ermittelt haben, sowohl vegetationskundlich als auch klimatisch der hohe Meissner an, obwohl er etwas südlicher – südlich von Hann, Münden und westlich von Eschwege liegt. Nordische Pflanzenrelikte sind hier am Rande von Sümpfen (auf tertiären Tonen) nicht selten. Obwohl Basalte mit z.T. lössüberlagerten tertiären Lehmen und Sanden vorherrschen, fehlen wärmeliebende Gesellschaften noch weitgehend. Im Vergleich mit diesen nördlicher gelegenen Mittelgebirgen verhält sich die Rhön schon wesentlich anders. Sie weist eine Temperatursumme in Höhen 500 m von ca. 970° C $> 8°$. Hier herrschen die reicheren Waldgesellschaften vor, von 500—800 m *Dentario-Fageten* auf kalksteinunterlagerten Basalt verwitterungsböden und -geröllen, auf Sonnseiten und besonnten Bergkegeln auch *Melico-Fageten* (vergl. HARTMANN und SCHNELLE et. alt. 1970), während die azidophilen Waldgesellschaften hier nahezu fehlen. Thüringer Wald und thüringisches Schiefergebirge mit ihren silikatischen Verwitterungsböden verhalten sich nach unseren 1970 (l. c. 66—68) veröffentlichten Klimaunterlagen ähnlich wie die Rhön. Der Frankenwald steht nach unseren jetzigen Unterlagen dem südlichen Fichtelgebirge nahe (1020° TS $> 8°$ in 500 m SH), das den Übergang vegetations- und klimakundlich zum bayerisch-böhmischen Grenzgebirge und zum Bayerischen Walde (1080° C im Bayerischen Wald Nord und 1130° im Bayer Wald Süd vermittelt.

Vergleichen wir auf diesem N—S Querschnitt die Werte der Höhenlage 750 m, d.h. für die meisten deutschen Mittelgebirge der montanen Buchen-bzw. Buchen-Tannenwaldstufe, so stellen wir ein merkliches Abnehmen der Wärmesummen fest und zwar im analogen Gefälle von Norden nach Süden. Während diese Höhenlage von 750 m im Harz bereits den Übergang der Buchenwaldstufe zur Übergangsstufe des *Fago-Piceetum*, in örtlich ungünstigen Kaltluftlagen auch zum Woll. Reitgras-Fichtenwalde bildet, befinden wir uns in der Rhön und im nördlichen Thüringer-Walde noch in der klimatisch optimalen Buchenwaldstufe; im südlichen Thüringer und Frankenwalde treten wir mit dieser Höhenlage in das natürliche süddeutsche Verbreitungsgebiet der Weisstanne ein. Je nach Bodensubstrat haben wir es mit Klimaxassoziationen zu tun, die als *Abieti-Fageten* entweder mehr den vikariierenden Assoziationen des Südostraumes (Band 1 Oekologie der Wälder 1967. p.

15—20), also des Bayerischen Waldes, Fichtelgebirges, Erzgebirges und der Sudeten angehören oder denen des Südwestraumes wie des Schwarzwaldes, der Vogesen, der jurassischen Gebirgszüge. In den für den Bayerschen Wald und den Schwarzwald ermittelten Temperatursummen kommt der östlich-kontinentalere Charakter des ersteren gegenüber dem subatlantisch leicht thermophileren des letzteren zwar nur gedämpft zum Ausdruck, was zum grossen Teil mit an der leider geringen Zahl von langfristig beobachtenden Temperatur-Messstationen liegen dürfte; in den Niederschlägen aber wird er deutlicher (Abb. 4, 5).

In den hochmontanen Lagen und Gipfellagen wird alsdann das Nord-Südgefälle wieder deutlich: Harz bei 1140 m (Brocken) etwa 170° C > 8° mit *Calamagrostidi-Piceetum*, Nordschwarzwald (Hornisgrinde) 540° C > 8° ohne ein solches mit einer Fichten-Tannen-Buchenwaldstufe, die in ungünstigen Lagen in ein *Bazzanio-Piceetum* mit nur wenig Tanne, besonders in Kaltluftstau-lagen (Gletscher-Kare, abgeriegelte Hochflächen, Moorränder) übergehen. In Fageten aus, in den mittleren montanen Lagen mit optimalem Tannenwachs-tum und guter Tannennaturverjüngung haben sich besonders im Privatbesitz — sehr massenreiche Plenterwälder von Tanne, Fichte, Buche, besonders im subatlantischen mittleren Schwarzwald erhalten, während im kontinentaleren Bayerischen Walde die Erhaltung der Tanne gegenüber der vitalen Buche im Verjüngungsstadium (sog. »grüne Hölle«) schon gewisse Schwierigkeiten bereitet, wobei der Wildverbirs an der Jüngtanne nicht übersehen werden darf.

Klimaverhältnisse in der Höhenstufe der vikariierenden Fichtenwälder der Mittelgebirge nördlich der Alpen

Die hochmontane Stufe unserer Mittelgebirge nördlich der Alpen lässt sich nach den aus diesen Höhen vorhandenen Daten von langfristig beobach-tenden Klimastationen wie folgt umreissen (vergl. hierzu auch die in Abb. 1 dargestellten thermoklimatischen Verhältnisse der nördlichen und östlichen Gebirge mit echten *Calamagrostidi-Piceeten*).

Die mittlere Jahrestemperatur liegt in Höhen über 900—1000 m in den SO- und NW-Sudeten unter 4,5° im *Calamagrostidi-Piceetum*, im Harz gleich-falls im *Calamagrostidi vill.-Piceetum* unter 5,5° C, im Schwarzwald im *Bazzanio-Piceetum*, dem Geisselmoos-Fichtenwald unter 6° C (ohne *Calamagrostis vill.*)

Die mittlere Temperatur der drei kältesten Winter-Monate bei Stationen von 900—1000 m

im Harz	unter	—2,0 °C,	*Calamagr. vill-Piceetum*
in den Sudeten (Station Grünwald)	bei	—4,1 °C	*Calamagr. vill-Piceetum*
	im übrigen	—4 bis —6 °C	*Calamagr. vill-Piceetum*
im Erzgebirge (Station Oberwiesental)	bei	—3,2 °C	*Calamagr. vill-Piceetum*
im Schwarzwald (Station Kniebis)	bei	—1,3 °C	(*Bazzanio-Piceetum* mit etwas Tanne)

Die Jahresschwankung der Temperatur ist entsprechend dieser Höhenlage gering,

in den Sudeten am höchsten, mit Werten	von 19,2°
(entsprechend auch der östlichen Lage dieses Gebirges)	
im Schwarzwald	um 16°
im Westharz	um 16° und niederer
im Ostharz	um 17—17,5°
	in entsprechender Höhenlage

Schwarzwald und Westharz entsprechen sich in der Jahresschwankung infolge ihrer subatlantischen Lage.

Für die Charakterisierung der Vegetationszeit stehen zunächst zwei oder drei Möglichkeiten zur Verfügung:

a) die bisher besonders in der Forstwirtschaft im deutschen Raum benutzte Mittlere Temperatur für den Zeitraum vom 1. V bis 30. IX.

b) die auf o.a. umrissenen Temperatursummen aufgebaute nach Summen der Tagesmittel vom Überschreiten eines Schwellwertes der Temperatur von 8° im Frühjahr bis zum Unterschreiten im Herbst. Wir hatten sie oben zur Kennzeichnung der Temperatursummen der Gebirge nach ihrer geographischen Lage, mit ihren Höhenstufen und regionalen Unterschieden benutzt,

In gleicher Weise können die Temperatursummen $>$ 8° für die wärmeklimatischen Unterschiede der Klimaxassoziationsgruppen benutzt werden.

c) die Zahc dez Tage $>$ 10° C.

Danach ergeben sich für folgende Fichten-Waldgesellschaften mit Höhenlagen in m folgende Werte für die Vegetationszeit für Höhenlagen innerhalb der Mittelgebirge.

Natürliche Fichtenwälder sind in den Mittelgebirgen nördlich der Alpen in der hochmontanen Stufe[1] als Klimaxassoziationen in und östlich der Nord-Süd-Linie Harz, Thüringer Wald, Fichtelgebirge, Bayerischer Wald (diese Waldgebiete eingeschlossen) verbreitet. In den westlichen mehr oder weniger subatlantisch beeinflussten Gebirgen fehlen diese; im Schwarzwald treten Fichtenwälder als lokalklimatisch, orographisch oder edaphisch bedingte Sondergesellschaft (*Bazzanio-Piceetum* mit etwas beigemischter *Abies alba*), im Schweizer und Französischen Jura und den Alpen als Blockschutt-Fichtenwälder (*Asplenio—Piceetum* Kuoch 1954) auf. Im übrigen findet sich die Fichte als Mischbaumart in den Hochlagen-Fichten-Tannen-Buchenwäldern.

In den oben umrissenen Höhenlagen der östlichen Mittelgebirge treten als Assoziationsgruppen auf:

1. die Alpenfarn—Hochstauden—Fichtenwälder als *Athyrio alpestris—Piceetum* auf feuchten bzw. hangwasserdurchschrieselten Podsol- oder Braunerde—Pseudogleys auf silikatischen Grundgesteinen,

[1] Nur die Hochsudeten (Riesengebirge mit Schneekoppe 1603 m ü. NN., Altvatergebirge 1490 m) reichen in die subalpine Stufe herauf.

Assoziation	Gebirge nur Höhenlage	Temperatur-Summe > 8 °C
Echte natürliche	Harz > 800 m	~550 °C
Klimaxfichtenwälder	(> 750 m)	bis ~ 600 °C
(*Athyrio alpestris-* und *Calamagrostidi-villosae-Piceetum*)	Harz 900 m	~ 400 °C
	Harz/Brockengebiet über 1050 bis 1100 m	200°C (170 °C)
wie vor	Thüringer Wald > 900 m	~ 500—500 °C
wie vor	Erzgebirge > 950 m	~ 450 °C
wie vor	Fichtelgebirge > 850—900 m	~ 600 °C
wie vor	Bayerischer Wald > 1050 m (Gr. Falkenstein 1307 m)	~ 550—600 °C (~ 340 °C)
Bazzanio-Piceetum ohne *Calamagrostis villosa*,	Nordschwarzwald > 1000 m	~ 650 °C
jedoch mit Weisstanne,	Südschwarzwald > 900 m	700 °C
und Durchdringungen	Stat. Höchenschwand > 1000 m	716 °C
auch Tannen, -Fichten-, Buchen-Mischbestanden	Stat. Feldberg > 1400 m	220—250 °C

2. die Woll-Reitgras—Fichtenwälder (*Calamagrostidi villosae*—Piceeten) in den beiden vorherrschenden Subassociationen a) des Typus mit *Homogyne alpina* und b) als Moor—Fichtenwald in der Umgebung von Hochmooren als *Cal. vill.-Piceetum sphagnetosum.*

Ausserdem tritt auf Sonderstandorten noch e) das *Bazzanio-Piceetum* in Erscheinung, so im Bayerischen Wald und im Schwarzwald, seltener im Harz, Fichtelgebirge u.a. ausserhalb der Gebiete vom Reitgras-Fichtenwald auf.

Der Harz nimmt in wärmeklimatischer Beziehung nach der boreal-kühlen Richtung hin eine Ausnahmestellung ein. Weist der Schwarzwald im ganzen ein etwas milderes Klima auf als die Sudeten, so zeichnet sich der Harz durch ein im ganzen etwas rauheres Klima aus, das nicht so sehr durch feuchten, hangwasserdurchrieselten Lagen bilden sich gute *Aceri-*(*Abieti-*) scharfe Temperaturgegensätze als vielmehr durch die geringe Wärme bedingt ist. Die Jahresdurchschnittstemperatur beträgt auf dem 1140 m hohen Brocken nur 2,4° C, während sie auf dem 350 m höheren Feldberggipfel im Schwarzwald 2,9° C erreicht. Die Vegetationszeitwärme bleibt immer unter 12 °C und sinkt bis auf 8 °C herunter. Die Wintertemperaturen sind gemässigt, wenn auch geringer als im Schwarzwald (—1,5 bis —4,1 °C) (Brocken), die Jahresschwankung demzufolge gering. Der Brocken hat die geringste Jahresschwankung unter allen Gebirgsgipfeln (unter 15,7 °C), die die von Helgoland, der ozeanischen Station Deutschlands, nur um 0,6 °C übertrifft.

Fichtelgebirge und Bayerischer Wald bilden klimatisch den Übergang von den subkontinentalen östlichen Gebirgen zum südlicher und westlicher gelegenen Schwarzwald, die Klimadaten schliessen sich in ihren Werten etwa

an die westlichen Sudeten an. Ein echtes *Calam. villosae—Piceetum* ist im Bayerischen Wald weniger grossflächig, besonders am Grossen Arber, Lusen und in reliefbedingten kalten Gebieten ausgebildet, und nur hier unterschreitet die Vegetationszeitwärme 12 °C. TRAUTMANN, PRIEHAUSSER, HARTMANN scheiden ein *Bazzanio-Piceetum* mit *Calamagrostis villosa* hier nur aus im natürlichen Fichtenwald der Kaltluftseen und -ströme in flachen Talsohlen und frischen Mulden (z.T. als Subassoziation mit Seegras *Carex brizoides*).

Das Klima der natürlichen Hochlagen-Fichten-Tannenwaldzone im Schwarzwald ist gegenüber dem der Sudeten unterschieden durch höhere Wärme und höheren Niederschlag. Der Nordschwarzwald hat in vergleichbaren Höhen eine bis etwa 0,5 °C geringere Vegetationszeitwärme als der Südschwarzwald.

Die Niederschläge sind in dieser Hochlagenstufe absolut hoch, sie betragen nie unter 1150 mm im Jahre und 500 mm in der Vegetationszeit, die durchschnittliche Regenmenge je Tag der Vegetationszeit unterschreitet nicht 3,5 mm. Von den SO- nach den NW-Sudeten zu zeigen sie zunehmende Tendenz, überschreiten jedoch in den Sudeten nicht wesentlich 1500 mm und weisen damit relativ die geringsten Werte in der natürlichen Fichtenwaldstufe auf. Sie werden in entsprechenden Regionen des Schwarzwaldes und des Harzes um über 400 (Schwarzwald) bis 300 mm überschritten werden.

Der Jahresniederschlag beträgt im Westharz um 1350 mm, sinkt aber im Bereich des *Piceetums* auch im niederschlagsärmeren Ostharz (Scharfenstein) nicht unter 1150 mm. Die Summe des Vegetationszeitniederschlags 1.V.—30. IX. erreicht hier nicht immer ganz 500 mm. Die gegenüber den Sudeten und dem Schwarzwald geringeren Niederschlagsmengen sind wohl dadurch bedingt, dass im Harz der natürliche Fichtenwald bereits in niederen und damit niederschlagsärmeren Lagen beginnt als in jenen Gebirges, was auf dessen nördlichere Lage mit zurückzuführen ist.

Der Klimacharakter seines *Calamagrostidi villosae-Piceetums* ist trotzdem besonders kalt und rauh, in Hochmoorrandzonen finden sich Subassoziationen mit *Sphagna*, *Molinia*, *Empetrum nigrum*, so dass reichere Fichtenwaldassoziationen im Harz nahezu fehlen.

Die Klimaverhältnisse in der Überganszone zwischen natürlichen Fichten- und Buchenwäldern

Wie in der obermontanen Verzahnungsstufe der natürlichen Fichten- mit den natürlichen Buchen- (Tannen)- wäldern in floristischer Hinsicht Übergänge herrschen — so ist auch klimatisch der Standort durch Übergänge gekennzeichnet.

Wir finden den Fichten- (Tannen-)Buchen-Hochlagenmischwald in den Ostsudeten um (900) 1000—1200 m, in den Mittelsudeten um 850—1000 m,

in den Westsudeten schon ab 800—900 m. Im Fichtelgebirge findet er sich etwa in gleicher Seehöhe wie in den Westsudeten, während im Bayerischen Walde die Verhältnisse ähnlich liegen wie in den Ostsudeten. Auch im Schwarzwald, dem klimatisch günstigsten und wärmsten Gebirge, steigt die Buche und mit ihr ihre natürlichen Mischhölzer Fichte, Tanne, Bergahorn im Südschwarzwalde bis zur Höhe der Feldbergoberhänge (1350—1400 m) an, im Nordschwarzwald bis über 1000 m, während im Harz heute schon in 650 bis etwa nur 800 m (850 m Sonnhänge z.B. Wurmberg) Fichten-Buchen-Hochlagenmischwälder gefunden werden, wenn sie sich durch anthropogone Einwirkungen in reine z.T. fremdrassige Fichtenreinbestände abgewandelt sind.

Die Hochlagenassoziationsgruppe der Bergahorn- Buchenmischwälder (*Aceri*-Fageten) nimmt in allen oben erwähnten Gebirgen ähnliche Höhenlagen ein, nur fehlt sie aus vorwiegend edaphischen Gründen zonal im Harz und im Nordschwarzwald oder kommt hier nur sporadisch vor, während sie im Südschwarzwald und den Vogesen in Höhen von etwa 1250 bis zu fast 1400 m zu finden ist.

Grossklimatisch gesehen sind die Standorte der Fichten-(Tannen-) Buchen-Hochlagenmischwälder und der Bergahorn -Buchenmischwälder (in ihrer Hochlagenassoziation vergl. a.a.O. Bd. 1 Liste) ganz ähnlichen Verhältnissen ausgesetzt; Die Temperaturen sind gegenüber dem Fichtenwaldklima gemässigter, erreichen aber nicht die Höhe des Buchenwaldklimas (Durchschnittstemperatur des Jahres um 6 °C, der festen Vegetationszeit (I.V. bis 30.IX.) um 12 °C, der drei kältesten Wintermonate um —1 °C). Die Niederschläge sind noch hoch, (im Schwarzwald um 1800—2000 mm, im Altvater um 1200 mm, um wenigstens die Spanne zwischen den gegensätzlichsten Gebirgen zu nennen; im Harz um 1100—1200 mm), ebenso die Schneelage, aber die hohe Luftfeuchtigkeit im Harz um 1000—1200 mm wirkt vermutlich nicht mehr dermassen verschärfend auf das Klima wie in der Fichtenwaldzone, wo in Verbindung mit Frost und starkem Wind Eis- und Schneebruch die Lebenskraft der Bäume mindern.

Die Jahresschwankung der Lufttemperatur von etwa 18 °C in den Ostsudeten, 16—17 °C in den übrigen Gebirgen und 14,5 °C im West- und Ober-Harz weist auf ein kühl ausgeglichenes, noch als gebirgsatlantisch gekennzeichnetes Klima hin. In ähnlicher Weise nehmen auch die übrigen Klimaelemente eine Mittelstellung zwischen extremerem Fichtenwald- und milderem Buchenwaldklima ein und geben dieser Verzahnungszone ihr charakteristisches Gepräge. Häufig entscheidet das Relief durch seine Beeinflussung des Wasserhaushalts und des Temperaturklimas über die Eignung des Standortes zum reinen Fichten- oder zum Übergangswald. Herrscht auf ebenen oder leicht muldigen Plateaulagen und auf Nordhängen bereits ein reiner Fichtenwald, so kann in südlich gerichteten Hanglagen noch der Hochlagenmischwald von Fichte mit Buche und Bergahorn oder auch Tanne ausgebildet sein.

Der Unterschied zwischen den Standorten der beiden Waldgesellschaften ist einmal edaphisch und zum anderen geländeklimatisch bedingt. Wo das Grundgestein basenreich ist, findet sich der Bergahorn (Buchenmischwald der Hochlagen an luftseitigen, vielberegneten Hängen und in breiten Tälern mit hoher, Temperaturextreme mildernder Luftfeuchtigkeit, auf Standorten, deren Neigungsgrad etwaigen Kaltluftstau verhindert und auch aus höheren Lagen abfliessender Kaltluft den Weg nach unten öffnet. Sowohl hinsichtlich der Wärme als auch der Feuchtigkeit sind die Standorte der Bergahorn (Buchenhochlagenwälder denen der Fichten) (Tannen-) Buchenmischwälder gegenüber etwas begünstigt.

(Vortsetzung im folgenden Band.)

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 129—138 (1973)

BEITRAG ZUR CHARAKTERISTIK DER VERÄNDERUNG DER RUDERALGESELLSCHAFTEN IN SÜDBÖHMEN

Von

S. Hejný

(BOTANISCHES INSTITUT DER TSCHECHOSLOWAKISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN, PRŮHONICE U PRAHY)

(Eingegangen am 10. Januar 1973)

As a result of development in collective farm villages, the ecotopes of weed plant associations have changed to a considerable extent. First the transformation of the social and economic conditions in Czechoslovakian villages (Budéjovice Basin) and the ecotopic changes connected to it both within the village (Intravillan), and outside the village (Extravillan), are dealt with, then the formation of the individual associations (indicated also in the Table), their distribution or their being pushed back as a result of the new social-economic conditions in the changed ecotopes.

Einleitung

Im Rahmen der wissenschaftlichen Aufgabe »Geobotanische Erforschung Südböhmens« wurden auch die Ruderalgesellschaften der Forschung unterzogen. In diesem Beitrag lege ich nur einen kleinen Ausschnitt vor, der die mit dem Sozialisierungsprozess zusammenhängenden Veränderungen der Ruderalvegetation in Dorfsiedlungen betrifft. In Zusammenarbeit mit M. Lhotská wurde im J. 1962 eine Probe von 40 Dörfern ausgewählt, in denen gesamte floristische Komplexe fortlaufend (1962, 1968, 1972) verfolgt wurden. In denselben Jahren führte ich die phytozönologische Erforschung durch und war daher imstande, die Veränderungen zu erfassen, die sich in der Struktur und Lokalisierung der Ruderalgesellschaften abspielten. In diesem Beitrag sind einstweilen die Bestände der Trockenmauern und Horizontalplatten der Dorfgartenmauern sowie die austrocknenden Rasentypen nicht erfasst worden.

Methodik

Die ausführliche Erforschung von Dörfern wurde in einigen Transsekten durchgeführt, die von den Rändern des Kristallinikums, aus der Zone der Buchen- und sauren Eichenwälder in das Innere des Budéjovice-Budweisser Beckens, in die Zone der Hainbuchen-(Linden-)-Eichenwälder und Erlenbrüche gerichtet waren. Diese Transsekte wurden in dem nördlichen Teil des Budweisser Beckens gelegt, u. zw. vom westlichen Flügel des Kristallinikums (Berge Skočický vrch (666 m) und Haniperk (666 m) und vom östlichen Flügel (Píseker-Protivíner Berge (624 m). Hier wurden insgesamt 21 Dörfer durchforscht. Im Zentrum des Budweisser Beckens (Zbudover Sumpfgegend, Němčicer- Vlhlaver Sumpfgegend und ihr nördliches Vorland) wurden 19 Dörfer bearbeitet.

Ausserdem wurden die Analysen auch in weiteren Dörfern, im Bereich der Eisenbahn- und Landstrassenkommunikationen, an beeinflussten Fluss- und Bachufern, in Steinbrüchen

und Sandgruben durchgeführt, so dass es möglich war, ein allgemeines Bild der Entwicklung der Ruderalgesellschaften im ganzen Becken zu erwerben. Mit kleinerer Intensität wurde die Erforschung auch im Wittingauer Becken angefangen.

Die Veränderungen der sozial-ökonomischen Struktur des Dorfes in Beziehung zur Vegetation

Bei den Veränderungen der sozialen Struktur des südböhmischen Dorfes, die in den Jahren 1950—1972 verliefen, gehen wir von den folgenden Tatsachen aus:

I. Das vorige Dorf war auf die wirtschaftliche Tätigkeit zwischen dem Dorf und dem Feldteil des Katasters gerichtet

Die Grundeinheit repräsentierte das Gut, zu dem die Ställe, die Scheune mit Speicher, der Hof mit Misthaufen und der mit Zaun oder Mauer umgebene Garten gehörten. Hinter den Scheunen befand sich in der Regel ein Schober.

Das typische Dorf war demnach ein Komplex von Produktionseinheiten (Gütern) und Häuslerhütten mit einer am Dorfende gelegenen Hirtenhütte.

In irgendwelchen Dörfern befanden sich Meierhöfe (Grossgrundbesitze), der Meierhof spielte dann oft die dominierende Rolle und die übrige Tätigkeit des Dorfes wurde ihm untergeordnet.

Das Getreide wurde von den Feldern in die Scheunen des Gutes eingebracht und nach dem Drusch wurde meistens hinter dem Gut im Schober zusammengebracht. Die Stallmist wurde am Misthaufen des Gutes konzentriert; die Jauche sammelte sich in einem Behälter am Rande des Misthaufens und nicht selten floss frei ab, nach dem Abfall des Terrains entweder auf den Dorfplatz oder auf die Wiesen hinter dem Garten.

Der Dorfplatz hatte entweder einen Kleinteich (Dorfplatzteich) oder ein ganzes System derartiger Teiche. Nach der topographischen Lage des Dorfes, insbesondere in den Dörfern in den Geländedepressionen oder auf der Ebene, bildete sich auf dem Dorfplatz ein reicher Komplex der Ökotope von Gräben, periodischen Lachen, unternässten Rasen, getretener Zönosen und austrocknenden Rasen aus. Aufgrund des Charakters der Dorfplatzzönosen war es möglich, die Mehrheit von zönotischen Komplexen des analysierten Dorfes im wesentlichen zu bewerten.

II. Das jetzige genossenschaftliche Dorf wird durch seine wirtschaftliche Tätigkeit unterschiedlich gerichtet

1. Die Güter hörten auf Produktionseinheiten zu sein und wurden in Wohneinheiten umgewandelt (mit Ausnahme der Tätigkeit in dem Haus- und Obstgarten und auf der naheliegenden Wiese).

2. Das Vieh wurde meistens schon in spezielle Anlagen (Kuh-, Kälber- und Schweineställe) aus dem Intravillan (IV) der Gemeinde in das Extravillan (EV) untergebracht.

3. Das genossenschaftliche Dorf führt den Drusch in der Regel entweder auf einer festen Tenne oder auf einer Feldtenne auch im EV durch und ebenda werden die Schober errichtet.

Es verändern sich auch die Schoberungsweisen. Aus dem ursprünglichen Schober aus freiaufgeschüttetem Stroh entwickeln sich spezialisierte Formen:

a) geblasene Schober aus lockerem Material (kurzes Stroh) und oft mit aufgekehrtem Getreideabfall. Die alten geblasenen Schober werden an ihrer Peripherie am reichsten mit Vegetation besiedelt

b) Schober aus freigelagenen Presstrohwürfeln

c) Schober aus lockerem Material oder Presstrohwürfeln (überdacht).

Bei den beiden letztgenannten Formen ist das Vorkommen der Vegetation an ihrer Peripherie im allgemeinen sehr spärlich.

Die Übertragung des Schwerpunktes der wirtschaftlichen Tätigkeit aus dem IV in das EV (es gibt natürlich noch verschiedenste Übergangsformen) bringt die Ausbildung einer spezifischen Strukturkomponente (Einrichtungen der Tier- und Pflanzenproduktion) zwischen dem Dorfe und dem Feldkataster mit sich. Das Dorf wird in seiner Peripherie gewissermassen umhüllt mit neuen Strukturkomplexen, die hieher von den einzelnen Struktureinheiten — Gütern — übertragen worden sind. Es verändert sich daher die Hauptrichtung des Getreide- und Strohtransportes (früher von den Feldern in das Dorf, d. h. in das IV, jetzt von den Feldern nur in das EV). Auch die Hauptrichtung des Stallmist- und Jauchentransportes verändert sich (früher aus dem Gut die Mist auf die Felder und Jauche auf den Dorfplatz, jetzt von EV auf die Felder).

Sind zugleich die Maschinen und Reparaturwerkstätte im Komplex der Landwirtschaftsproduktion im EV untergebracht, dann ist die Verschiebung der Diasporen von Feldern ins Dorf ansehnlich beschränkt.

4. Das genossenschaftliche Dorf verändert seine Struktur auch im IV. Aus hygienischen sowie Funktionsgründen werden die Dorfplatzteiche (meistens mit hohem Jauchengehalt) in Wasserbehälter aus Beton umgebaut oder zugeschüttet. Auch die Bachufer werden betoniert oder ausgemauert, überflüssige Gräben verschwinden. Der Dorfplatz wird dadurch ausgetrocknet und der Ökotopenkomplex wird vereinfacht.

Im Raum des Dorfplatzes werden die Ökotopen getretener Rasen in ausgesäte Rasen umgewandelt und der Dorfplatz erfährt parkartige Herrichtung.

5. Die ehemaligen grossen Struktureinheiten — Grossbauerngüter — werden für die Zwecke der LPG in der Regel als Heulager ausgenützt. Höfe, Misthaufen und Gärten sind vernachlässigt. Ähnlich ist die Lage der Häusler- und Hirtenhütten, die allmählich zu Abbruchobjekten werden.

In der nahen Zukunft wird wahrscheinlich das Problem der Stabilisierung des genossenschaftlichen Dorfes von Grund aus gelöst werden. Einstweilen macht jedoch auch das südböhmische genossenschaftliche Dorf (und dies gilt vor allem für kleine Dörfer und umso mehr für Ortschaften) das im ganzen Europa merkbare Trend durch, d. h. die allmähliche Entvölkerung und Verminderung der Anzahl von Wohneinheiten bzw. ihre Ausnützung für Erholungszwecke.

Man begegnet hier deshalb einem bestimmten Kontrast, u. zw. dass bei der allgemeinen Umwandlung des genossenschaftlichen Dorfes in eine herrichtete Siedlungseinheit, die einem Marktflecken oder einer Kleinstadt nahe steht, mit der Nivelliesierung der Ökotope und daraus sich ergebenden Vereinfachung der Anzahl von Ruderalzönosen die unbewohnten Einheiten im Gegenteil in Abbauobjekte sich verändern und eine beträchtliche Invasion der Ruderalzönosen erfahren. Die Misthaufen verändern sich in Kleinteiche, getretene Hofplätze in Komplexe der Ruderalzönosen, die Stallmauern werden mit Vegetation bewachsen, die Gärten und Obstbaumpflanzungen verwachsen schnell. Es kommt hier daher zur Vermehrung der Anzahl von Ruderalgesellschaften.

Veränderungen in der Entwicklung und Verteilung der Ruderalphytozönosen des Dorfes

Wir machen also eine kurze Rekapitulation darüber, wie sich die angeführten Veränderungen der Sozialstruktur des südböhmischen Dorfes in den Veränderungen, d. h. in dem Rückgang oder Vormarsch synanthroper Gesellschaften spiegeln (siehe Schema Tab. 1).

I. Bidention tripartiti Nordh. 40

Ranunculo-Rumicetum martimi Siss. (46) 66

Eine fragmentarisch entwickelte Assoziation zur Zeit der Sommertrockenlegung oder bei herabgesetztem Wasserspiegel der Dorfplatzteiche. Nach dem Aufbau neuer Wasserbehälter oder nach der Liquidation der Dorfplatzteiche ist sie beinahe verschwunden und bleibt nur an Ufern grosser, die Dörfer berührender Teiche erhalten (z. B. Teiche Vlhlavský bei Vlhlavy, Voblanov bei Novosedly).

Polygono-Bidentetum W. Koch 26

Weicht teilweise aus den Gräbern und dem Litoral der Dorfplatzteiche zurück. Im Intravillan verbreitet es sich jedoch in den Abbaueinheiten, und zwar insbesondere an Rändern ehemaliger Misthaufen, die sich in Kleinteiche umgewandelt sind. Es verbreitet sich auch im Umkreis der Scheunen (intensive

Tabelle I

Die Veränderung des Vorkommens und der Verbreitung von Ruderalgesellschaften in südböhmischen Dörfen des Budweisser Beckens

Assoziation	Intravillan	Extravillan
Bidention tripartiti Nordh. 40		
Ranunculo-Rumicetum maritimi Siss. (46) 66	↓	0
Polygono-Bidentetum W. Koch 26	=	↑
Chenopodion glauci		
Chenopodietum glauco-rubri Lohm. 50 ap. Oberd. 57	↓	↑
Sisymbrion officinalis Tx., Lohm. et Prsg. 50		
Urtico-Malvetum neglectae (Knapp) 45 Lohm. 50	↓	0
Descurainietum sophiae Kreh 30	↑	↑
Chenopodietum albi-viridis	↑	↑
Dauco-Melilotion Görs 66		
Echio-Melilotetum Tx. 42	0	↑
Onopordion acanthii Br.-Bl. 26		
Onopordetum acanthii Br.-Bl. 26	↓	↑
Euarction Tx. 37 em. Siss. in Westhoff et al. 46		
Chenopodio-Ballotetum nigrae Tx. 31 em. Lohm. 50	=	↑
Tanaceto-Artemisietum vulgaris Br.-Bl. 31 (49)	0	0
Lamio albi-Conietum Oberd. 57	↑	=
Torilidetum japonicae Lohm. in Oberd. et al. 67	↓	=
Aegopodion podagrariae Tx. 67 em. Gutte 72		
Agropyro repentis-Aegopodietum podagrariae Tx. 67	=	0
Chaerophylletum aromatici Neuh. Z. et R., Hejný 69	↑	↑
Chaerophylletum bulbosi Tx. 37	0	=
Polygonion avicularis Br.-Bl. 31		
Sagino-Bryetum Diem., Siss. et Westh. 40 em. Tx. 47	↓	0
Lolio-Plantaginetum Berger 30	↑	↑
Polygono-Plantaginetum (Knapp 45) Pass. 64	↓	↑
Agropyro-Rumicion crispi Nordh. 40		
Rumici-Alopecuretum geniculati Tx. (37) 50	=	0
Potentilletum anserinae Rapaics 27	↓	↑
Rumici-crispi-Agropyretum repentis	0	↑
Convolvulo (arvensis)-Agropyrion repentis Görs 66		
Convolvulo-Agropyretum repentis Felf. 43	↑	0
Convolvulion sepium Tx. 47 ap. Oberd. 57		
Cuscuto-Convolvuletum Tx. 47	↓	0

↑ Aufschwung ↓ Rückgang = Dauerzustand 0 Fehlt

Vernässung unterhalb der Dachränder ohne Traufen!). Sie ist also im Intravillan bisher in gewissem Mass stabilisiert. Im Extravillan verbreitet es sich an Rändern grosser Misthaufen, im Umkreis unternässter Schober und im Bereich der Kuhställe.

II. *Chenopodion glauci*

Chenopodietum glauco-rubri Lohm. 50 apud Oberd. 57

Diese Gesellschaft weicht aus der Peripherie der Misthaufen von Gütern und insbesondere aus dem Bereich der Jauchenrinnen am Dorfplatz zurück und hat in das Extravillan in die Umgebung grosser Misthaufen und offener Jauchengruben übersiedelt. Sie trägt jedoch schon den Charakter einer verarmten Form und wahrscheinlich wird auch hier zugrunde gehen, wenn die Mist in den Feldkataster auf die Komposthaufen befördert und die Jauche in geschlossenen Betonbehältern gelagert werden wird. Einstweilen gibt es schon bei den fortschrittlischsten LPG die Andeutungen dieses Prozesses.

III. *Sisymbrion officinalis* Tx., Lohm. et Prsg. 50

Urtico-Malvetum neglectae (Knapp 45) Lohm. 50 = *Malvetum neglectae* Aichinger 33 em. Pass. by

Diese sehr charakteristische Assoziation des Intravillans südböhmischer Dörfer (austrocknender Bereich des Misthaufens, Bereich der Abfallrinnen aus den Gütern, Hinterteile der Höfe, vernachlässigte Hausgärtchen, Dorfplatz-Schutthaufen) weicht auf den Guthöfen sowie vor diesen zurück, sie verschwindet bei den Dorfplatzherrichtungen. Diese Gesellschaft ist ebenso ein Indikator der Veränderungen von Landvierteln der Grosstädte bei deren Urbanisierung wie ein recht empfindlicher Indikator der strukturalen Verwandlung des Intravillans südböhmischer Dörfer.

Descurainietum sophiae Kreh 30

In südböhmischen Dörfern erscheint es meistens von neuem auf grösseren, konzentrierten Schutthaufen im Intravillan oder Extravillan und besiedelt daher häufiger auch die kleineren Abbauobjekte, und zwar das Schuttmaterial. Es verbreitet sich auch auf Schutt in der Umgebung der Tier- und Pflanzenproduktionsanlagen im Extravillan. Es weist eine offensichtliche Tendenz auf, die vorhergehende Assoziation nach und nach zu ersetzen.

Chenopodietum albi-viridis

Als typische Standorte dienten die Misch- oder Aschenschutthaufen der Güter und die austrocknenden Ökotope an der Peripherie der Gütermisthaufen. Hier weicht die Assoziation zwar zurück, doch erreicht sie eine ungewöhnlich grosse Verbreitung im Extravillan und vor allem auf grossen Komposten in

der Nähe der Silagegruben. Sie stellt eine typisch progressive Form der Ruderalzönosen im Extravillan vor.

IV. Dauco-Melilotion Görs 66

Echio-Melilotetum Tx. 42

Im Intravillan fehlt es, im Extravillan beginnt es sich dort zu verbreiten, wo die neuen Zugangswege zu den landwirtschaftlichen Objekten mit Kohlenlösch oder Schlacke (aus städtischen Industriebetrieben oder Heizwerken) aufgeschüttet wurden. Nach ihrer allgemeinen Verbreitung und Verbreitungstendenzen ist die Assoziation ausserhalb der Dorfobjekte vor allem an die Eisenbahnstationen, deren Bereiche sowie an die Böschungen neuer Abschnitte der Eisenbahnkommunikationen gebunden.

V. Onopordion acanthii Br.-Bl. 26

Onopordetum acanthii Br.-Bl. 26

In südböhmischen Dörfern des Budweisser Beckens ist es nur in den wärmschen Abschnitten fragmentarisch entwickelt (Vlhlavy, Myšenec). Im Intravillan weist es teilweise einen Rückgang auf und im Extravillan verbreitet es sich teilweise entlang seiner Peripherie auf grosse Schutthaufen.

VI. Euarction Tx. 37 em. Siss. in Westhoff et al. 46

Chenopodio-Ballotetum nigrae Tx. 31 em. Lohm. 50

Eine sehr häufig vertretene Assoziation in den untersuchten Dörfern. Sie weicht rasch aus kleinen Schutthaufen bei den Dorfplatzherrichtungen zurück, sie besitzt jedoch bisher eine grosse Verbreitung in der Umgebung ehemaliger grosser Misthaufen der Meierhöfe, und verbreitet sich intensiv im Raum der Höfe von Abbauobjekten. Sie hat also im Intravillan einen bisher stabilisierenden Charakter und im Extravillan dringt sie in die Umgebung landwirtschaftlicher Anlagen und oft auch in den Bereich der Silagegruben vor.

Tanaceto-Artemisietum vulgaris Br.-Bl. 31 (49)

In ihrer ursprünglichen Flussuferform ist diese Assoziation insbesondere im Bereich des Flusses Berounka im nördlichen Randteil des Beckens und im Bereich der Otava in der Bucht des Beckens sehr verbreitet. In sekundärer Form besiedelt sie die Ränder von Eisenbahnkommunikationen und nur teilweise setzt sich in der Dorfsphäre durch. Ihre Bewegung ist bisher nicht beobachtet worden.

Lamio albi-Conietum Oberd. 57

Zum Unterschied vom *Chenopodio-Ballotetum nigrae* hat die Assoziation eine recht beschränkte Verbreitung in den Dörfern des Budweisser Beckens (die wärmsten Teile innerhalb und entlang der Nordgrenze des Beckens). Sie ist vor allem an Komposte und alte Misthaufen gebunden, die sich in grossen Gütern befinden, eher erscheint sie an der Grenze zwischen EV und IV und verbreitet sich ein wenig im EV auf Komposten. Ein besonderer Fall einer neuen Verbreitung im Intravillan wurde in den Gemeinden Mahouš und Němčice auf grossen Schutthaufen aus Spreu und zusammengefegten Getreide- und Rapsresten entlang einer neuerbauten Reinigungsanlage beobachtet. Sie verbreitet sich auch im Raum alter Misthaufen der Abbauobjekte.

Torilidetum japonicae Lohm. in Oberd. et al. 67

Es repräsentiert einen Grabentyp der Ruderalzönosen sowohl in EV als auch in IV und bei der Liquidierung von Gräben und Trockenlegung von Dorfplätzen weicht aus dem IV etwas zurück; eine beträchtliche Verbreitung hat es in den Säumen der EV-Komunikationen, aber in der Umgebung neuer landwirtschaftlicher Objekte verbreitet es sich bisher nicht.

VII. Aegopodion podagrariae Tx. 67 em. Gutte 72

Agropyro repentis-Aegopodietum podagrariae Tx. 67

Eine sehr häufige Assoziation im IV und im Bereich von EV entlang der Gräben und im Umkreis der Gärten und Mauern. Während sie bei der Liquidierung von Gräben etwas zurückweicht, verbreitet sie sich intensiv in den Abbauobjekten. Im EV in der Umgebung neuer Objekte ist die intensive Verbreitung bisher nicht beobachtet worden, es kommen in der Regel reine Bestände von *Urtica dioica* vor, und in naher Zukunft ist die Verbreitung auch in diesem Raum zu erwarten.

Chaerophylletum aromatici Neuhäusl et Hejný 69

In den Dörfern des Budweisser Beckens ist diese Assoziation spärlich verbreitet; sie kommt eher am Übergang des Beckens in das Böhmerwald-Vorgebirge und im Wittingauer Becken am Übergang in das Kristallinikum in der Gegend von Jindrichův Hradec. Zum Unterschied von der vorhergehenden Assoziation verbreitet sie sich jedoch intensiv im IV in den Abbauobjekten, vernachlässigten Gärten, sowie im EV in der Umgebung der landwirtschaftlichen Objekte.

Chaerophylletum bulbosi Tx. 37

Es hat eine ausgeprägte Saumfunktion am Gebüschrand der Dorfkommunikationen, vor allem entlang der Gräben, im eigentlichen IV fehlt es, im EV erhält es sich ohne auffälligere Bewegung.

VIII. Polygonion avicularis Br.-Bl. 31

Sagino-Bryetum Diem., Siss. et Westh. 40

Es bleibt beschränkt auf beschattete, getretene Plätze in der Nachbarschaft von Kirchen, Kapellen, auf Friedhöfen, in den Höfen um die Ställe, an Hausfluren, bei Hausausfahrten, selten besiedelt es die Betonplatten der Jauchenbehälter. Bei den Dorfplatzherrichtungen ist ein deutlicher Rückgang zu beobachten, in den Abbauobjekten wird es bald von der Assoziation *Lolio-Plantaginetum* überwachsen. Im EV ist es bisher nicht bekannt.

Lolio-Plantaginetum Beger 30
und *Polygono-Plantaginetum* (Knapp 45) Pass. 64

Die Assoziation ist sowohl im IV als auch im EV sehr intensiv verbreitet und stellt eine Raumfunktionsgesellschaft der Dorfsiedlungen in Südböhmen dar. Sie weicht an den Dorfplatzherrichtungen und bei Verbesserung der Hausumgebung teilweise zurück und verbreitet sich intensiver im EV um die landwirtschaftlichen Objekte herum.

IX. Agropyro-Rumicion crispi Nordh. 40

Rumici-Alopecuretum geniculati Tx. (37) 50

Diese Assoziation ist für die periodischen Gewässer der südböhmischen Becken charakteristisch, insbesondere was den Raum der Teichsysteme anbelangt. In verarmter Form (ohne die Artengruppe des *Litorellion*) kommt sie im Bereich der Dorfplatzteiche, Bachbetten und Dorfplatzdepressionen vor; bei deren Herrichtungen und beim Trockenlegen der Dorfplätze weicht sie rasch zurück, sie verbreitet sich jedoch im Litoral der Kleinteiche in Gütern, die aus den entleerten Mistbehältern entstanden. Im EV nicht festgestellt.

Potentilletum anserinae Rapaics 27

Ein archaischer Typ von Gesellschaften der Gänserasen auf den Dorfplätzen. Bei der Herrichtung und beim Trockenlegen der Dorfplätze weicht er zurück. Beim Trockenlegen verwandelt er sich meistens ins *Lolio-Plantaginetum potentilletosum anserinae*. Nur teilweise verbreitet sich die Assoziation in den

Abbauobjekten entlang der ehemaligen Wege um die alten Mistbehälter. Im EV verbreitet sie sich in Initialstadien auf unternässten, zersetzenden Stroh alter Schober intensiv.

Rumici crispi-Agropyretum repentis

Die Assoziation besitzt ein intensives Vorkommen im EV am Rand der Jauchensümpfe, Jauchengräber, die von den Gärten auf die Wiesen führen. Sie verbreitet sich intensiv insbesondere im Bereich grosser Misthaufen und an unternässten Stellen alter Schober. Eine progressive Form der sich im EV des heutigen Dorfes verbreitenden Zönosen.

X. *Convolvulo (arvensis)-Agropyrion repentis* Görs 66

Convolvulo-Agropyretum repentis Felf. 43

Bei allmählichem Ersatz der gemauerten und hölzernen Zäune durch die Drahtzäune um die Gärtchen und im Bereich der Gärten erfährt es im IV in der letzten Zeit eine grössere Verbreitung. Aus dem EV ist es nicht bekannt.

XI. *Convolvulion sepium* Tx. 47 apud Oberd. 57

Cuscuto-Convolvuletum Tx. 47 em. Soó 62

Die typische Form ist vor allem im Bereich der Bäche verbreitet und teilweise dringt sie auch ins IV der Dörfer vor; im Epilitoral der Teiche besiedelt sie auch die Gartenzäune. Eine wenig verbreitete Assoziation, die hie und da durch das Vorkommen der neophytischen Art *Calystegia pulchra* gekennzeichnet ist (Skočice, Albrechtice), bei den Bachherrichtungen auf Dorfplätzen weicht sie jedoch zurück. Aus dem EV ist sie nicht bekannt.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 139—146 (1973)

TAXONOMY IN CRISIS? OR TAXONOMY IS THE DIGESTIVE SYSTEM OF BIOLOGY*

By

V. H. HEYWOOD

DEPARTMENT OF BOTANY, PLANT SCIENCE LABORATORIES, UNIVERSITY OF READING

(Received: January 1, 1973)

The recent revival in the fortunes of taxonomy and systematics, even of the relatively unfashionable field of floristics, is one of the remarkable features of present-day biology. A closer look will soon reveal that many taxonomists have considerable misgivings about the suitability of the current organization and structure of their science to handle such developments. Mingled with the feelings of stimulus and elation at the resurgence of taxonomy there is an air of crisis. That there is a crisis in taxonomy cannot be denied even though we may differ in our detailed assessment of it. It can be simply illustrated by a few quotations from recent articles.

"Do we need to describe and classify every species of organism on earth? Should we even attempt to do so? Is the day of the descriptive naturalist ecologist, or systematist over? What are we to do with the large body of systematists and ecologists who find in mid-career that their subject matter has changed so dramatically as to make much of their work irrelevant?" SOKAL, 1970

Plant taxonomists "are nibbling at the crumbs of their work, without being able to digest the substantial chunks." JACOBS, 1969.

"Perusal of the average taxonomic-descriptive work usually reveals that as a source of comparative data it is hopeless. I suggest that the chaotic state of the descriptive literature and the continued lack of organization over descriptive practice are the main reasons why major plant groups are so daunting and why the relatively few attempts to tackle them are at present doomed to be superficial and unsatisfactory." WATSON, 1971.

"The Flora of the future will be a standardized data bank. It will be open-ended, dynamic and ever-growing. The specialist of the future doubtless will store his revisions and monographs in the computer, not on the printed page. Thus the Flora of the future will become a huge memory or series of linked memories available on-line to all users at any place and time." SHETLER et al. 1971.

"There are too few workers to cope with the difficult task placed upon them: the assemblage of a reasonably representative collection of the world's species in populational form, with detailed field data, before decimation or destruction prevents this. We have perhaps 30 years." TURNER, 1971.

"There is still need for some alpha taxonomy." MAYR, 1967.

It would be easy to add this list of depressing quotations. What they illustrate is that taxonomists are being forced to face a fundamental reappraisal of their aims, methods and organization. Many of the problems are created by the raw material — the plants and animals — and by what we are trying to do with them within the time available to us; many are caused by the

* Based on a public lecture given at the Musée National d'Histoire Naturelle, Paris in May 1971 under the title "La crise actuelle de la systématique."

appalling accumulation of undigested data resulting from an ever-increasing set of disciplines; many are created by the taxonomists, who are often in their writings, their own worst enemies.

As an example of the latter point I would refer again to MAYR's statement that some alpha taxonomy still needs to be done. When one considers the serious inadequacies of our floristic and faunistic knowledge of many areas of the world and of the efforts being made to remedy this situation, MAYR's comment seems a remarkable understatement, unless one is to interpret it in the context of the series of questions posed by SOKAL and quoted above. These have the implication (and in fact his paper makes it clear) that there are more important activities in which systematists should engage and that we should disregard the undiscovered and unstudied riches and concentrate on research in depth on a restricted range of representative examples. This attitude is castigated by TURNER (1971) who observes that SOKAL should know better and would appreciate the seriousness of the situation if he were to return to monographic studies in the insects. Be that as it may, this conflict between advance on a wide front and what is often termed the spearhead approach is common in other branches of science, especially the more exact and experimental ones. It can, however, be argued (and I believe validly) that systematics has an obligation to attempt both approaches and the apportionment of resources requires considerable thought and debate.

It is estimated that there are about 400 000 species of plants, more than half of them angiosperms, with about 3—4 000 taxonomists to deal with them (STAFLEU, 1969). Many of these taxonomists are required by the nature of their employment to engage in time-consuming and non-productive tasks such as curating collections, answering queries and general administration, leaving all too little time for original research at any level (cf. SHETLER, 1969), while others are heavily committed in teaching and other academic duties. The number engaged in full-time floristic or monographic research in probably less than 1 000, possibly considerably less if one applies the description "full-time" at all rigorously.

It is salutory to consider the above statistics in the light of the estimate given by TURNER (1971) that to assemble basic field data on a population basis for those species which occur in Mexico and Central America, for example, would require several thousand taxonomists; to do it on a world scale simply cannot be envisaged.

Despite the criticisms, many of them valid, aimed at the various Floras that are currently being produced, the very fact that they need to be written at all, is an indication of the poor state of our floristic knowledge of many parts of the world. The problems of tropical areas need to stressing but, in temperate regions, our knowledge of the floras of many parts of south Europe, the Mediterranean region and South-West Asia, for example, is very incomplete. In the past few years several hundred new species have been described from Europe, including such remarkable plants as the taxonomically isolated *Naufraga balearica*, an umbellifer with southern hemisphere affinities, and *Phoenix theophrasti*, Europe's second native palm. As regards new records for Europe, a remarkable series of plants has been found in Spain alone, including *Psilotum nudum* and *Cyclosorus dentatus*.

It is also estimated that there are about a thousand public herbaria housing at least 200 million specimens but due to the shortage of staff members to cope adequately with these collections vast quantities of specimens in herbaria are stored in boxes awaiting preliminary identification and incorporation. Yet, paradoxically enough, we do not have adequate samples of many thousands of species.

The situation in other groups of organisms is very much worse: it has, for example, been suggested that only 20% of fungi have so far been described. In animal groups, a similar

situation occurs — about 75% of the estimated 3 000 000 species of insect are as yet unknown. About 10 000 new animal species are described anually and it is calculated that about half of the animal species extant in the world are still undescribed. A useful discussion of such statistics is given by STAFLEU (1969).

So far we have considered simply the size of the task facing us in basic floristic descriptive taxonomy. In addition there is what might be called the gap in techniques. This is evident if we compare the equipment and techniques currently available to taxonomists and those that were employed even thirty years ago. No longer are we restricted to patient observation with a hand lens and a simple dissecting microscope, even though supplemented on occasions by anatomical, karyological or embryological data. Such is the array of instrumentation and techniques available to us today in taxonomy, derived in the main from developments outside biology, such as analytical chemistry, biochemistry, mathematics, computer technology, electron optics, etc., that the limiting factors are time, money and manpower. Even morphological observation and description which still remains a basic and necessary part of systematics is being revolutionized by the scanning electron microscope which can as I suggested somewhat irreverently recently, be used as a sophisticated hand lens or dissecting microscope and consequently improve dramatically the level of accuracy of observation and illustration. This can be simply illustrated by comparing, say, a hand lens drawing of the fruit of *Daucus carota* in BAILLON's Histoire Naturelle des Plantes or any similar work and a scanning electron micrograph of the same. What could be seen clearly with the optical aids then available was understandably glossed over by the artist. This would not have been serious but for the fact that details of the mericarps of the *Umbelliferae* were extensively used as a basis for classification in the family. Unfortunately a scanning electron microscope costs 1—2 000 times as much as a hand lens and 1—200 times as much as a dissecting microscope.

In practice the enormous diversity of sources of data and the equipment needed makes present-day taxonomy — holotaxonomy, to use STAFLEU's term — unique as a field of human endeavour. Anyone who attended the systematics sessions at the International Botanical Congress in Seattle will be only too aware of this — the fields covered included nomenclature, numerical taxonomy, electronic data processing, biochemical sytematics (micro- and macromolecular), electron microscopy, etc. The range of equipment is bizarre — from law books (the Code of Nomenclature) and antiquarian publications to digital computers, electron microscopes, amino acid analysers and gas chromatographs.

On a previous occasion (HEYWOOD, 1969) I suggested that as a result of our increasing involvement with instrumentation, the emphasis in taxonomy is moving from visual to non-visual characteristics, or at least towards the

use of characters which cannot be perceived directly by the naked eye but only through the intermediary of the machines mentioned above. What is presented to us in the way of data is often far removed from the actual plant — spots on a chromatogram, bands on an electrophoretogram, etc. In other words, we become aware of phenomena outside our sensory spectrum by their indirect effects, perceived by means of instruments. All this is a long way from traditional direct and visual systematics. And an associated phenomenon — the presentation of results in quantitative form, computer print-outs, graphs, statistics, etc. — adds yet another barrier between us and the plants.

Biochemical systematics is a major source of these new data. There has been a breath-taking development in this field and I shall not consider its implications here but simply draw attention to the fact that much of the information is produced by non-taxonomic biologists or by non-biologists who are basically more interested in the chemistry of the substances they discover in plants than in their systematic importance. Many of the workers concerned are, in fact, chemists interested in natural products and many of the papers produced are of limited use to the taxonomist and require great feats of interpretation. There is often a flagrant disregard of such details as nomenclature and origin of material; we are all familiar with cases where the same plant is listed twice under different names (and with different chemical constituents!).

Yet we must not be too critical, for the literature of taxonomy is difficult to understand and use by someone not trained in its peculiarities. The extent to which classificatory taxonomy is tentative is not fully appreciated: it is assumed that after so many years and with such a vast literature all is known ! I suspect, too, that many non-biological users of taxonomy believe in some sort of LINNEAN fixity of species and even genera !

Paradoxically enough, it is basic taxonomic information that the chemist seeks — the correct name (and spelling) of the plant, its correct taxonomic position, and an accurate description — all of these requiring extensive research in many cases. Yet it is this kind of information, relying largely on the herbarium and library, that our biological colleagues see as a threat to their image ! Hence the often-heard threat to burn down the herbarium or give away the collections, arising from the belief that, after all, it is the populations in the field that matter not biological stamp-collecting ! It is largely a matter of priorities and it is becoming increasingly difficult to persuade the administrators that assembling and describing data for the world's present biota should rank highly. When it comes to using the new techniques currently available, costing large sums of money, these are often seen as a threat to other kinds of biologist, especially when, as today, we are faced with a cut-back in funds within a budget which is already too low and when 'rentability' is increasingly the keynote of national science policy.

Some idea of the scale of these problems can be obtained by considering a few examples. The publication in 1947 of BABCOCK's celebrated monograph of *Crepis* — summarizing 25 years' work, was hailed as a model of what a monograph should be. Yet, what does it contain? The first volume discusses the taxonomy, phylogeny, distribution and evolution of the genus based largely on comparative morphology, karyology and genetics, and still remains a classic essay of its kind. The second main volume comprises a traditional formal systematic revision of the 196 species recognized. An outstanding feature was the chromosome numbers reported and illustrations of the karyotypes of a large proportion of the species, yet many of the counts would not meet today's stringent requirements in terms of origin of material, identification, or numbers of samples tested. This should be compared with the recent monograph of S. American *Solanum* spp. HAWKES and HJERTING (1969) which represents 15 years' work on about 30 species and a phenomenal amount of time, labour and effort in the laboratory, herbarium and field. For one of the species there are about 50 pages of description and discussion! Yet even this volume contains few chemical data, and no information on pollen and many other classes of data. If we allow 50 pages for an account of each species so as to include data from morphology, anatomy, embryology, micromorphology, palynology, genetics, cytology, breeding system, pollination, genecology, population variation, etc. with appropriate illustrations, and if we consider that we have 250 000 species of flowering plants, a survey on this scale would give us 25 000 volumes of 500 pages each. Even at 10 pages for species this would give 5 000 volumes and at 5 pages for species 2 500 volumes!

Considering these startling figures one might well ask how one is to justify such an enormous outpouring of effort, manpower and money, even to attempt a fraction of this? Let me answer this by asking another question which I posed to some of my colleagues recently: what effect would a strike of taxonomists have? The immediate effects would be few! A handful more people would die each day as the narcotics bureaux and emergency hospital services were unable to identify plant material; plant introductions might be halted. The papers on some biochemical-taxonomic topics might become even more bizarre without the advice of taxonomists! But it would be a long time before there were any serious consequences.

The most serious consequence of the breakdown of taxonomy would be the failure to synthesize data. This is perhaps as important an aspect of taxonomy as its identificatory role. This is what the subtitle of this paper refers to: digestion of data: taxonomy as the data processing system for biology. As we have seen, masses of data are being published by anatomists, cytologists, palynologists, electron microscopists, morphologists, phytochemists, etc. in many hundreds of scientific journals. But it would be a delusion to imagine

that these data are being digested and synthesized either by the producers or by the taxonomists. All too much of this information circulates within the almost closed system of the discipline concerned.

Someone has to collate, synthesize and order these data in a systematic fashion so that conclusions concerning relationships of all sorts may be drawn. We are not making a very good job of this, partly because of the shortage of manpower, partly because we have not yet sorted out our priorities, but largely because we have not yet set up the right goals or models.

The whole question of the design of Floras, for example, needs reappraisal. This is inevitably related to their function. I would suggest that the prime function of a Flora is to establish how many groups there are in the area concerned that merit the rank of species, subspecies, etc., and to indicate their detailed distribution, ecology and, if the data are available, their phytosociological characteristics, as is done in Soó's monumental A Magyar Flóra és Vegetáció Rendszertani-növényföldrajzi Kézikönyve (1964—73). Descriptions in Floras are given to facilitate identification, not to provide comparative data for the taxonomist or other biologists. Descriptions are abstracts for practical convenience. Comparable characters are not described throughout a genus. This has come as a surprise to Numerical Taxonomists who had hoped that they would be able to use the descriptions in Floras (and monographs) as a source of comparative data. As Watson (1971) plaintively points out, they are hopeless from this point of view: one genus will be described in terms of criteria that receive no mention in the next and even species are described inconsistently.

Practical reasons dictate the length of descriptions, but at the same time it has to be recognized that many of the characters not described are observed by the taxonomist during the preparation of the description and are discarded. In other words, information is thrown away: the amount of this discarded information is of staggering proportions — 1 000's of man hours every year. The problem than arises as to whether a "standard" description can be devised so that a minimal list of attributes could be recorded at certain levels in the hierarchy; and there is the concomitant problem of how such information can be stored, made available or even published.

Similar problems apply to the publication of anatomical, embryological, palynological and other classes of data. The traditional form of presentation often makes it difficult for the reader to extract strictly comparable data. There is a conflict, in other words, between the reagable prose of a well-written article and the virtually unreadable tabulation of basic data which in any case is expensive to print.

I recently discussed (Heywood, 1972) the content and method of presentation of data in the new edition of Hegi's Illustrierte Flora von Mitteleuropa, which is a treasure house of information of all kinds but exceedingly

difficult to use. This is a classic case of trying to combine the two roles — a Flora on the one hand, and a handbook of systematic information on the other. The result is a compromise on both scores.

I am inclined to agree with recent suggestions that it is time that serious consideration is given to the separate accumulation and presentation of data for identification, as in Floras, and for classification and detailed comparative observation in some new form of publication. I have discussed these problems fully in another paper (HEYWOOD, 1973).

Faced with writing a new Flora today I would investigate the possibility of a two-stage operation: first the identification manual and second a separately produced series of sets of comparative data — morphological, ecological, anatomical, phytochemical, etc. The possibility of loose-leaf, cheaply produced supplements should be considered: pages could be added or substituted as new information becomes available.

A partial solution to these problems may be found in the establishment of data banks of varying degrees of complexity from which various combinations of information can be retrieved as desired. So far most attempts in this area have been confined to the handling of specimen-label data and associated bibliographical information (cf. GÓMEZ-POMPA and NEVLING, 1973). A more ambitious scale of operation was envisaged for the Flora North America project which has recently been abandoned on financial grounds. The overwhelming problem involved is one of assembling the data for storage in the data bank. Even for basic field data as envisaged by TURNER, as noted above, the manpower problem is daunting, but if we accept the recent suggestions (ROGERS and APPON, 1969) that a factual assessment of variation within species requires diligent analysis of hundreds of population samples, the costs and manpower required reach quite astronomical proportions.

In these days when Molecular Biology is beginning to be seen as a restricted science, narrowing our vision by concentrating on the basic uniformity of organisms at the macromolecular level, the need for taxonomists to draw attention to the enormous diversity and variation of this earth's biota becomes more and more pressing. The crisis in taxonomy arises partly from the scientific community's failure to realize this and to support the vast expenditure it requires and partly from the taxonomists themselves who have failed so far to set their own house in order. A fundamental reappraisal of our taxonomic effort is needed if we are not to collapse under the sheer weight of accumulated specimens and data: Floras or monographs or encyclopaedias or data banks? Local or regional or national studies? Individual effort or team work? More exploration or more consolidation? These are some of the questions we have to face.

REFERENCES

1. Gómez-Pompa, A. and Nevling, L. I. Jr. (1973): The use of electronic data processing methods in the Flora of Veracruz program. Contr. Gray Herb. No. 203, 49—64.
2. Hall, A. V. (1972): Computer-based data banking for taxonomic collections. Taxon **21**, 13—25.
3. Hawkes, J. G. and Hjerting, J. P. (1969): The Potatoes of Argentina, Brazil, Paraguay and Uruguay. A Biosystematic Study. (Annals of Botany Memoirs No. 3.). Clarendon Press, Oxford University Press.
4. Heywood, V. H. (1969): Plant taxonomy today. In: V. H. Heywood (ed.), Modern Methods in Plant Taxonomy, 3—12, Academic Press, London & New York.
5. Heywood, V. H. (1972): The new HEGI Compositae. Taxon, **19**, 937—8.
6. Heywood, V. H. (1973): Ecological data in practical taxonomy. In: V. H. Heywood (ed.), Taxonomy and Ecology. Academic Press, London and New York (in press).
7. Jacobs, M. (1969): Large families — not alone ! Taxon, **18**, 253—262.
8. Rogers, D. J. and Appon, S. G. (1969): Taximetric methods for delimiting biological species. Taxon, **18**, 609—624.
9. Shetler, S. G. (1971): Flora North America as an information system. BioScience, **21**, 524—532.
10. Sokal, R. R. (1970): Another new biology. BioScience, **20**, 152—159.
11. Soó, R. (1964—1973): A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. I (1964), II (1966), III (1968), IV (1970), V (1973). Akadémiai Kiadó, Budapest.
12. Stafleu, F. A. (1969): Biosystematic pathways anno 1969 Taxon, **18**, 485—500.
13. Turner, B. L. (1971): Training of systematists for the seventies. Taxon. **20**, 123—30.
14. Watson, L. (1971): Basic taxonomic data: the need for organization over presentation and accumulation. Taxon, **20**, 131—136.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 147—164 (1973)

ÜBER DIE REGIONALE DIFFERENZIERUNG VON FLORA UND VEGETATION IN DEN ÖSTERREICHISCHEN ALPEN

Von

E. HÜBL und H. NIKLFELD

LEHRKANZEL FÜR ÖKOLOGIE UND SOZIOLOGIE DER PFLANZEN AN DER HOCHSCHULE FÜR BODENKULTUR IN WIEN UND
BOTANISCHES INSTITUT DER UNIVERSITÄT WIEN

(Eingegangen: am 1. Januar 1973)

By inference from the most prominent differences in macro-relief and climate, the horizontal and vertical variations of the flore and vegetation in the Austrian Alpes are discussed and more closely examined in a chorological respect. Northern, temperate and South-Central-European montane as well as oceanic and continental areal types are distributed not only in the diverse vegetation areas and height levels (border-inner Alps: Montane, Subalpine, Alpine), but also in the layers and sociological species groups within the zonal plant communities, in a regular, ecologically and historically explainable way. This is valid also for the thermophile vegetation in the individual sections of the border Alps. Finally, on the basis of a comparison between flora boundaries in the Alpine-(Subalpine) area on the one hand, and between vegetation boundaries in the montane wood region on the other hand, the coincidences between the horizontal differences of both height areas will be indicated.

Einleitung

Im wissenschaftlichen Werk des Meisters pflanzengeographischer Forschung in Ungarn, Professor REZSŐ v. SOÓ, dem dieser Festband zugeeignet ist, nimmt die Beschäftigung mit Fragen floren- und vegetationskundlicher Raumgliederung einen festen Platz ein. Seine Floren- und Vegetationskarte des Karpatenbeckens (1933a) und seine gleichzeitig (1933b) veröffentlichte Analyse der regionalen Verteilung von »Elementen, Endemismen, Relikten« — wie der Untertitel der klassisch gewordenen Studie lautet — leiten eine stete Folge von Publikationen zu diesem Themenkreis ein, aus der hier bloss an diejenigen von 1940, 1961a, b und 1964 erinnert sei; auch die vom Jubilar teils selbst bearbeiteten, teils angeregten und herausgegebenen Arealkartensammlungen und Gebietsfloren haben die phytochorologische Kenntnis Ungarns und seiner Nachbarländer wesentlich bereichert. Dieser Verbindung Soó's mit den Problemen arealgeographischer Raumgliederung sei gedacht, wenn im folgenden der Versuch unternommen wird, die regionale Floren- und Vegetationsdifferenzierung in den österreichischen Alpen, also einem zum pannonischen Becken in vieler Hinsicht gegensätzlichen Lebensraum, auf arealkundlicher und phytozönologischer Grundlage neu zu beleuchten. Der Zeitpunkt dazu scheint auch deshalb günstig, weil neuerdings in der geobotanischen Erforschung der österreichischen Alpen wichtige Fortschritte erzielt worden sind. Wir nennen hier nur, von den tiefen zu den hochgelegenen Vegetationsstufen fortschreitend die Darstellung der inneralpinen Trockenvegetation durch BRAUN-BLANQUET (1961), das Nordsüdprofil durch die montane Waldvegetation der mittleren Ostalpen von H. MAYER (1963, 1969), die analoge Studie aus den östlichen Ostalpen von ZUKRIGL (im Druck) und die grosse Gesamtdarstellung der ostalpinen Waldvegetation von H. MAYER (im Druck) schliesslich die Untersuchung zur Sippengliederung und Arealbildung der Alpenflora von MERXMÜLLER (1952) und die Analyse des alpinen (und karpatischen) Endemismus durch PAWŁOWSKI (1970). Alle Vegetationsstufen sind in WAGNERS neuer Vegetationskarte Österreichs im Massstab 1 : 1 000 000 (1971) dargestellt. Auch eine Anzahl detaillierter Arealkarten von charakteristischen Pflanzensippen (Floristische Arbeitsgemeinschaft Steiermark, 1967, und NIKLFELD 1972) liegen heute vor und erleichtern pflanzengeographische Erörterungen. Weitere regional bedeutsame Arbeiten sind

an passender Stelle zitiert. — Den Herren Prof. MAYER und Doz. K. ZUKRIGL gilt unser besonderer Dank, dass sie uns ihre noch unveröffentlichten Werke benützen haben lassen.

Wir beginnen unsere Darstellung mit den für die grossräumige Floren- und Vegetationsgliederung ausschlaggebenden Faktoren Relief und Klima. Bei der Diskussion des eigentlichen Alpengebietes soll sodann vor allem die montane bis alpine Flora und Vegetation in ihrer horizontalen und vertikalen Abwandlung, bei der Besprechung des Alpenrandes dessen thermophile Pflanzenwelt betrachtet werden. Unsere Untersuchung mündet in die Frage aus, ob und in welcher Weise neben den Floren- und Vegetationsgrenzen innerhalb einzelner Höhenbereiche, also etwa der Waldregion oder der alpinen Region, auch Grenzen erkennbar sind, die, durch alle Höhenstufen hindurchziehend, übergreifende Kausalkonnexe aufdecken könnten

Relief und Klima

Österreich hat nur an den Ostalpen anteil. Die Hauptstreichungsrichtung verläuft west-ost. Die vorwiegend aus Karbonatgesteinen aufgebauten Nördlichen und Südlichen Kalkalpen schirmen im Norden und in Süden als Randketten die breite Zone der kristallinen Zentralalpen ab. Im Norden ist den Nördlichen Kalkalpen noch die relativ schmale und niedrige Flyschzone vorgelagert, während sich zwischen Nördliche Kalkalpen und Zentralalpen die nördliche Grauwackenzone schiebt.

Grossklimatisch nimmt von Westen nach Osten die Kontinentalität allmählich zu. Gleichzeitig bilden die Ostalpen eine Scheide zwischen mitteleuropäischem Klimarhythmus mit sommerlichem Niederschlagsmaximum und mediterranem Klimarhythmus mir erhöhten Frühjahrs- und Herbstniederschlägen. Im langjährigen Durchschnitt liegt der allerdings der grösste Teil des österreichischen Alpenraumes noch im Bereich mitteleuropäischer Niederschlagsverteilung, nur im Äussersten Süden (Gailtal) wirkt sich der mediterrane Einfluss auch deutlich in der Niederschlagskurve aus. Allerdings können auch ausserhalb dieses Gebietes einzelne Wetterlagen von Süden her bestimmt sein und z. B. durch Übergreifen von adriatischen Tiefdruckgebieten zu heftigen Regengüssen (besonders am östlichen Alpenrand) führen.

Die Innenalpen haben infolge der Abschirmung durch die Randalpen in gleicher Höhenlage weniger Niederschläge und eine längere Sonneneinstrahlung als die Randalpen. Dies hat wieder geringere Schneemengen im Winter, ein früheres Ausapern und eine längere Vegetationszeit zur Folge, so dass die Vegetationsstufen in den Zentralalpen gegenüber den Randalpen angehoben erscheinen. Dazu trägt auch die in höheren Gebirgsteilen relativ stärkere schützende Überhöhung von Standorten gleicher absoluter Höhe durch die unmittelbar benachbarten Bergkämme bei. Mit der Abnahme der durchschnittlichen Höhe wird von Westen gegen Osten die Abschirmung und damit der klimatische Aussen–Innen-Gegensatz immer geringer. Zugleich sinken die Höhengrenzen ab.

Ein Besonderheit des Alpenklimas sind warme Fallwinde (Föhn), die im Frühjahr zu einer raschen Scheeschmelze beitragen und in bestimmten südnordgerichteten Talfurchen stark austrocknend wirken. Auch der Föhneinfluss nimmt parallel zur Massenerhebung der Alpen von Westen gegen Osten ab.

Von grosser klimatischer Bedeutung sind windgeschützte Beckenlagen, die in der kühlen Jahreszeit oft eine Temperaturumkehr zeigen und im Winter zu ausgeprägten »Frostlöchern« werden. Das grösste dieser Inversionsgebiete ist das Klagenfurter Becken, mit sehr hoher thermischer Kontinentalität. Bekannt für seine tiefen Wintertemperaturen ist auch der Lungau im Südosten des Landes Salzburg. Die Zone relativer Luftruhe reich vom inneralpinen Gebiet bis ins östlich anschliessende Vorland, wo noch im mittelsteirischen Hügelland eine häufige Temperaturumkehr mit Auswirkungen auf die Landwirtschaft beobachtet werden kann (OTTO 1971). Der Anbau von Wein und Edelobst erfolgt hier vorzugsweise in der begünstigten mittleren Hangzone.

Ein wichtiger klimatischer und pflanzengeographischer Faktor ist die wechselnde Lage und Gestalt des Alpenrandes. Er liegt im Süden (Abfall zur Poebene) generell sehr tief, so dass nicht nur wegen der südlichen und geschützten, sondern auch wegen der absolut niedrigen Lage der südliche Alpensaum in einen thermisch günstigen Bereich zu liegen kommt. Im Norden liegt der Alpenrand durchwegs höher. Das tertiäre Alpenvorland, im westlichen Teil noch von einem mächtigen Moränen- und Schotterkörper überlagert, kulminiert in der Bayerischen Hochebene und fällt nach Westen gegen den Bodensee, bosonders aber gegen Osten allmählich ab, so dass der tiefer sinkende Alpensaum in ein immer wärmer und trockener werdendes Klima zu liegen kommt. Im äussersten Nordosten haben die Alpen im Flysch-Wienerwald Mittelgebirgscharakter: das Relief geht weich ins Vorland über. Ein stärkerer Gegensatz besteht, nach dem Umbiegen des Randes gegen Süden, zwischen den Thermenalpen

und der Ebene des Wiener Beckens. Die Kalk- und Dolomitberge, die nach Süden zu allmählich an Höhe zunehmen, brechen am niederösterreichischen Alpenostrand steil zur Ebene des Wiener Beckens ab. An den Rändern des Wienerwaldes und der Thermenalpen wird die für Österreich niedrigste Lage des Alpenfusses erreicht. Weiter im Süden fallen die Zentralalpen gegen Osten zu breit ausfächernd zum Tertiärhügelland ab, wobei in der Umgebung von Graz das Kristallin streckenweise von Karbonatgesteinen abgelöst wird (Grazer Paläozoikum). Auch der Höhenunterschied zwischen Alpenrand und Vorland wird in der Mittelsteiermark wieder stärker: Glein- und Koralpe erreichen Höhen bis knapp über 2000 m.

Der gesamte Alpen-Ostrand hat ein relativ mildes Klima, das jedoch von Norden nach Süden im Durchschnitt feuchter wird. Der nördliche (kalkalpine) Teil hat die geringsten Niederschläge bei hohen Sommertemperaturen (Julimittel bis 20 °C). Der Süden ist im Durchschnitt etwas kühler und besonders am Ostabfall der Koralpe, wesentlich feuchter als der nördliche, kalkalpine Ostrand, aber immer noch trockener und im allgemeinen wärmer als der Alpennordrand.

In das österreichische Stastsgebiet fällt der Nordrand der Ostalpen östlich der Salzach und der grösste Teil des Ostrandes, während der gesamte Südrand ausserhalb Österreichs liegt. Im äussersten Westen, in Vorarlberg, hat Österreich aber noch Anteil an einem ausgeprägt milden, humiden Stück des Alpennordrandes: dem Abfall des Pfänderstockes zur Schwäbischen Hochebene und zum Bodensee. Ähnlichen Klimacharakter haben die das Rheintal begleitenden Hänge noch bis gegen Feldkirch.

Die zonale Vegetation der Alpen im Vergleich mit der Vegetation höherer Breiten

Eine kurze Überschau der Vegetationsgürtel in den österreichischen Alpen ergibt folgendes Bild; Der beherrschende Baum in der Montanstufe der Randalpen ist die Buche (*Fagus sylvatica*). In den schweizerischen Nordalpen bildet teilweise der Bergahorn-Buchenwald, in den südlichen Randketten der italienischen Alpen der reine Buchenwald sogar die obere Waldgrenze (vgl. MAYER 1963, 1969). In den nördlichen Ostalpen wird die Höhenamplitude der Buche von Westen gegen Osten eingeengt, indem sich subalpin eine natürliche Fichtenzone über die Buchenzone schiebt. Gegen das sowohl hygrisch, wie besonders thermisch immer kontinentaler werdende Innere der Alpen zu (GAMS 1931—32, REHDER 1965) gewinnen die Nadelhölzer nach unten fortschreitend immer mehr die Oberhand,* wobei in den »Zwischenalpen« Fichten-Tannenwald und im Alpenkern der Fichtenwald die Montanstufe beherrscht, sofern nicht durch lokale Verhältnisse oder in extremen Trockentälern montan die Rotföhre (*Pinus sylvestris*) an ihre Stelle tritt. Gerade im kontinentalen Kerngebiet, der Alpen wird die höchste waldstufe nicht mehr von der Fichte gebildet, sondern vom Lärchen-Zirbenwald, während in den randlichen Alpenteilen, besonders in den nördlichen und südlichen Kalkalpen, aber auch in einigen Zügen der Zentralalpen (Niedere Tauern z. T.) ein sub-

* Die rasche Abnahme der Buche in den Zwischenalpen ist wohl in erster Linie auf die Zunahme der thermischen Kontinentalität zurückzuführen, denn die oft weit geringeren Niederschläge am Alpenostrand reichen bei wintermildem Klima für die Buche aus. Auch für die meist weniger beachtete Einengung der Höhenamplitude von Westen gegen Osten dürfen wir wohl die zunehmende (thermische und hygrische) Kontinentalität verantwortlich m achen.

alpiner Krummholzgürtel von *Pinus mugo* über dem hochstämmigen Wald ausgebildet ist.

Die geschilderten Gürtel sind oft nicht rein ausgebildet, sondern durchdringen einander in den Randbereichen. Die Tanne ist oft schon tiefmontan der Buche beigemischt; ein typisches *Abieti-Fagetum* ist aber meist erst hochmontan ausgebildet. Hochmontan ist, von Westen gegen Osten mit zunehmender Bedeutung, auch die Fichte im Tannen-Buchenwald vertreten.

Beziehungen zu nördlicheren Breiten — wenn auch von wechselnder Art — zeigen sich von der Montanstufe an aufwärts. So steigt die Buche (*Fagus sylvatica*) an Nord- und Ostsee bis zum Meer herab. Betrachten wir ihre Gesamtverbreitung (Arealkarte bei MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965), so liegen die Alpen annähernd im Zentrum des Areals, in dem die Innenalpen eine buchenfreie Insel bilden. Dieser zentralen Lage des alpinen Vorkommens entspricht auch die grosse Höhenamplitude in den Randalpen. Von hier aus keilt die Höhenamplitude nach allen Himmelsrichtungen in verschiedenem Masse aus, am raschesten gegen die klimatisch kontinentalen oder »eigenbürtigen« Innenalpen zu. Auch die mit der Buche vergesellschafteten Arten haben in der Mehrzahl insofern eine ähnliche Gesamtverbreitung, als es sich weitaus überwiegend um Bewohner des europäisch- (westasiatischen) Laubwaldgebietes handelt. In den bodensauren Buchenwäldern (*Luzulo-Fagion*), deren Unterwuchs nadelwaldähnlicher ist, treten allerdings auch stärker nördlich verbreitete Arten auf, wie das boreal-montane *Vaccinium myrtillus*.

Die Tanne (*Abies alba*) vermittelt mit ihrer zwischenalpinen Hauptentfaltung (MAYER 1963, 1969) zu den inneralpinen »Taigabäumen«, hat aber im Norden keine direkte Entsprechung, da die mitteleuropäische Art einen submeridional-ozeanischen Arealtypus repräsentiert und einem mediterranmontanen Verwandtschaftskreis entstammt (MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965). Beziehen wir aber das Areal der gesamten Gattung in die Betrachtung ein, so besetzen Tannen auch Areale im borealen Nadelwaldgürtel und gehen dort bezeichnenderweise weniger weit nach Norden als die Fichten; ein Verhalten, das eine Parallele in den Höhengrenzen der beiden Gattungsrepräsentanten in den Alpen hat. Die Tanne gelangt in den österreichischen Alpen, zumindest unter den gegenwärtigen Bedingungen selten zur Dominanz. In tannenreichen Wäldern kann sowohl ein »Laubwald-«, wie ein »Nadelwaldunterwuchs« vorhanden sein (ELLENBERG 1963, MAYER 1963, 1969 und im Druck, ZUKRIGL, im Druck); eine arealgeographische Analyse hat SAXER (1955) gegeben. Es zeigt sich also auch im Unterwuchs eine gewisse Übergangsstellung.

Die inneralpinen Klimaxbäume Fichte (*Picea abies*) und Zirbe (*Pinus cembra*) bieten Musterbeispiele für die Analogie von Gebirgs- und Ebenenarealen. Die weniger extrem boreal-kontinentale Fichte herrscht in weiten Teilen der europäischen Taiga und wird gegen Osten durch nahe verwandte Formen

vertreten. Die Alpenzirbe hat in der sibirischen Zirbe (*Pinus cembra* subsp. *sibirica*) eine nächste Verwandte mit einem ausgeprägt boreal-kontinentalen Areal. Auch die Alpenzirbe ist auf das thermisch kontinentalste Kerngebiet der Alpen beschränkt und meidet zumindest die äusseren Teile der Randalpen einschliesslich der östlichsten Teile der Zentralalpen und ist überdies auf die oberste Waldstufe beschränkt (Arealkarte: H. M. SCHIECHTL in NIKLFELD 1972).

Bei der Lärche (*Larix decidua;* im borealen Eurasien nahe Verwandte) sind die Verhältnisse nur dann gleich, wenn wir ihr zonales Areal in den inneren Alpen betrachten. Die Gesamtverbreitung der Lärche in den Alpen wird dagegen dadurch beeinflusst, dass sie infolge ihrer Genügsamkeit ausgesprochene Pionierstandorte auch im Randalpenbereich besiedeln kann (vgl. MAYER 1962). An solchen Standorten vermag sie sich gegen den dort sonst überlegenen (Fichten-Tannen-)Buchenwald zu behaupten.

Ihrem Arealtypenspektrum nach sind die von den borealen Nadelbäumen Fichte, Lärche und Zirbe beherrschten Wälder weniger homogen als der Buchenwald, wobei bezüglich der Lärche nur der Lärchen-Zirbenwald in Betracht gezogen werden soll. Anhand einiger bezeichnender, von MAYER (im Druck) zusammengestellter soziologisch-ökologischer Artengruppen soll dies näher erläutert werden.

Von der für das *Vaccinio-Piceion* charakteristischen *Listera cordata*-Gruppe (tiefsubalpin bis hochmontan, Schwerpunkt in niederschlagsreichen Gebieten) sind *Listera cordata, Lycopodium annotinum* und *Moneses uniflora* auch boreal verbreitet, die beiden erstgenannten mit mehr ozeanischem, die letzte mit mehr kontinentalem Areal (vgl., wie auch bei den folgenden Angaben, MEUSEL 1943 und MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965). Nur *Luzula luzulina*, nach MAYER im subalpinen Karbonat-Fichtenwald oft die einzige *Vaccinio-Piceion*-Charakterart, fehlt im nördlichen Nadelwaldgürtel.

Die *Homogyne alpina*-Gruppe (*Vaccinio-Piceetalia*) ist tiefsubalpin-montan, hauptsächlich in der bodensauren Silikat-Ausbildung von Fichten- und Fichten-Tannenwäldern verbreitet, auch im Lärchen-Zirbenwald, seltener im bodensauren Fichten-Tannen-Buchenwald. Von dieser Gruppe sind vier Arten auch boreal verbreitet: *Melampyrum sylvaticum, Huperzia selago, Clematis alpina* und *Orthilia secunda. Huperzia* und *Clematis* haben ozeanische Areale, *Orthilia* ist vorwiegend kontinental verbreitet und *Melampyrum* zeigt keinen ausgeprägt ozeanischen oder kontinentalen Verbreitungscharakter. *Luzula sylvatica* subsp. *sieberi* ist nach OBERDORFER (1970) westpräalpin-alpin verbreitet. Die Gesamtart hat ein ozeanisches Areal mit Schwerpunkt in den südmitteleuropäischen Gebirgen, einem weit nach Norden vorgeschobenen Vorkommen an der norwegischen Küste und Einzelvorkommen an der Ostsee. Fünf Arten fehlen im nördlichen Nadelwaldgürtel vollständig und sind in den süd-mitteleuropäischen Gebirgen montan bis alpin verbreitet: *Homogyne alpina, Calamagrostis villosa, Soldanella hungarica* (nur im Südosten des Gebietes), *Lonicera nigra* und *Rosa pendulina.*

Die *Rhododendron ferrugineum*-Gruppe umfasst drei Arten, die vorwiegend in Lärchen-Zirbenwäldern und auch im bodensauren Latschenbuschwald vorkommen: *Lonicera caerulea, Linnaea borealis* und *Rhododendron ferrugineum.* Während die beiden ersten boreal-kontinentale Hauptareale haben, ist *Rhododendron ferrugineum* eine ausgesprochen süd-mitteleuropäische Gebirgspflanze ohne Boreales Vorkommen.

Die von MAYER als Nadelwaldbegleiter bezeichneten Artengruppen haben noch ihren Schwerpunkt in Nadelwäldern, greifen aber auch in bodensaure Laubwälder über und sind vorwiegend Rohhumuszeiger. Bei der *Vaccinium vitis-idaea*-Gruppe, der *Vaccinium myrtillus*-Gruppe, der *Blechnum spicant*-Gruppe und der *Molinia caerulea*-Gruppe sind die namengebenden

Arten auch boreal verbreitet, wobei nur *Vaccinium vitis-idaea* einen kontinentalen Arealcharakter zeigt. Die übrigen haben ozeanische Ausbreitungstendenz. Fast alle Gruppen enthalten auch Arten, die in der nördlichen Nadelwaldzone fehlen.

Unter den Nadelwald-Laubwald-Begleitern gibt es noch eine Reihe von Arten, die in die boreale Zone vordringen, wie *Majanthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Avenella flexuosa* und die Moderbewohner *Corallorhiza trifida*, *Monotropa hypopitys* und *Epipogium aphyllum*, daneben aber auch im Unterwuchs dominant auftretende, die in der nördlichen Nadelwaldzone vollständig fehlen, wie *Luzula nivea*, oder nur anthropogen dort vorkommen, wie *Luzula albida*.

Für die Alpen sehr bezeichnend ist die von MAYER unter die Laubwald-Nadelwald-Begleiter eingereihte, Karbonatschutt besiedelnde *Adenostyles glabra*-Gruppe. Sie besteht aus fünf Arten, die im Norden fehlen (*Adenostyles glabra*, *Valeriana tripteris*, *V. montana*, *Moehringia muscosa* und *Silene alpestris*), während vier Arten auch im Norden vertreten sind *Polystichum lonchitis*, *Cystopteris fragilis*, *C. montana* und *Arabis alpina*). *Cystopteris fragilis* und *Arabis alpina* s. l. sind auch in tropischen Gebirgen verbreitet.

Von den noch nicht besprochenen Koniferen hat die Rotföhre (*Pinus sylvestris*) ein Areal mit deutlich nordöstlichem Schwerpunkt. Da sie, ähnlich wie die Lärche eine extreme Lichtholzart, edaphisch noch vielseitiger ist, wird die kontinentale Ausbreitungstendenz in den Alpen noch mehr verwischt als bei *Larix*. *Pinus sylvestris* hat in den Alpen zwei Schwerpunkte der Verbreitung, einerseits die inneralpinen Trockentäler, andererseits Kalk- und vor allem Dolomitsteilhänge der Randalpen (GAMS 1930, SCHMID 1936). In den Trockentälern entspricht das Klima den Ansprüchen der Föhre, die hier zonal die Montanstufe beherrscht, die grösste Höhenamplitude aufweist und eine auffällige Rasse (subsp. *engadinensis*) ausgebildet hat. In den Randalpen ist es der konkurrenzfreie Standort, der das Gedeihen ermöglicht, wobei aber hier neben massiven Vorkommen in Föhntälern ein Häufigewerden und eine zunehmende Höhenamplitude von Westen gegen Osten mit zunehmender Kontinentalität beobachtet werden kann (ZUKRIGL, im Druck).

Sowohl in den Nordalpen, wie in den Südalpen wird die Rotföhre im östlichen Randbereich von der einem mediterran-montanen Formenkreis angehörenden Österreichischen Schwarzföhre (*Pinus nigra* subsp. *nigra*) ganz oder teilweise ersetzt. (Bezüglich der Reliktnatur des niederösterreichischen Schwarzföhrenvorkommens vgl. WENDELBERGER 1963a und NIKLFELD 1972).

Der subalpine Legföhrengürtel von *Pinus mugo* ist vorwiegend randalpin ausgebildet. Auch in den östlichen Zentralalpen bildet die Latsche z.T. noch eine eigene Zone, tritt aber weiter im Westen nur mehr vereinzelt auf. Aber auch auf den die Waldstufe überragenden Gipfeln der östlichsten Zentralalpen sind die Latschen nur einzeln vertreten, was wahrscheinlich mit den meist wenig schroffen Formen zusammenhängt. Auf die mehr ozeanische Ausbreitungstendenz von *Pinus mugo* hat bereits VIERHAPPER (1914) hin-

gewiesen. Im Kern der Zentralalpen wird die Höhenstufe, die dem Latschengürtel entspricht, vom Lärchen-Zirbenwald eingenommen, wobei beide Vegetationstypen einander in einer relativ breiten Zone durchdringen können, wie in den inneren Teilen der Kalkalpen (Latschen-Ausbildung des Karbonat-Lärchen-Zirbenwaldes, MEYER, im Druck) und in den Niederen Tauern. Die Latsche kann der Zirbe, ähnlich wie die Lärche und in den westlichen Alpen *Pinus uncinata* (BRAUN-BLANQUET, PALLMANN & BACH 1954) als Vorwald dienen. (Diese aufrechte Sippe aus der Verwandtschaft von *Pinus mugo* scheint geringere Ansprüche an die Niederschläge zu stellen, da sie von Graubünden an westwärts im inneralpinen Trockengebiet ausgedehnte Pionier- oder Dauerwälder bildet und auch in den sommertrockenen, mediterran beeinflussten Ost-Pyrenäen eine grosse Rolle spielt.)

Pinus mugo ist eine typische süd-mitteleuropäische Gebirgspflanze und fehlt im Norden. Sie vermag nur unter den den Extrembedingungen an und über der Grenze des hochstämmigen Waldes eine eigene Vegetationszone aufzubauen, steigt aber an edaphischen Extremstandorten bis tief in die montane Stufe herunter; besonders auffällig ist ihr Vorkommen auf Hochmooren des weiteren Alpenbereichs. Wie bei Föhre und Lärche ist der Unterwuchs wenig einheitlich. Es können auf Kalk sogar noch Laubwaldarten wie *Dentaria enneaphyllos* (VIERHAPPER 1914) im Unterwuchs auftreten. MAYER (im Druck) unterscheidet im Anschluss an AICHINGER (1933) ein Silikat-Alpenrosen-Latschengebüsch (*Rhododendro hirsuti-Pinetum mughi*), sowie — mit KRISAI (1960 und 1965) — den (Bergspirken-) Latschen-Moorwald (*Sphagno-Mugetum*).

Für die Karbonat-Latschengebüsche und die randalpinen Zirbenwälder und Lärchenwälder auf flachgründigen Karbonatstandorten ist die *Rhododendron hirsutum*-Gruppe bezeichnend, die durchwegs aus süd-mitteleuropäischen Gebirgspflanzen ohne boreales Areal besteht: *Pinus mugo, Sorbus chamaemespilus, Rhododendron hirsutum, Rhodothamnus chamaecistus, Daphne striata* und *Homogyne discolor.*

Bis zu einem gewissen Grad ist das Vorkommen der Grünerle (*Alnus viridis*) mit dem der Latsche vergleichbar. Sie geht allerdings nicht wesentlich über die Waldgrenze hinauf, sondern bildet meist an der Waldgrenze, vorwiegend in den Zentralalpen, stellenweise zusammenhängende Bestände. Ähnlich wie die Latsche, aber infolge der verschiedenen Ansprüche an ganz anderen Standorten, steigt die Grünerle auch bis in die montane und submontane Stufe herab. In Österreich ist dies hauptsächlich am Ostrand und im östlichen Vorland der Zentralalpen der Fall, in Süddeutschland besetzt sie auch ein ausgedehntes Areal im Nördlichen Alpenvorland (vgl. BRESINSKY 1965). Fasst man *Alnus viridis* mit den nächstverwandten Arten zusammen, so ergibt sich ein vorwiegend boreales Areal, das in Nordeuropa Fennoskandien nach Westen zu nicht mehr erreicht.

Infolge der hohen Nährstoff- und Feuchtigkeitsansprüche der Grünerle sind die Grünerlengebüsche der subalpinen Stufe floristisch mit den Hoch-

staudenfluren nahe verwandt. Nach MAYER (im Druck) ist *Alnus viridis* im trockenen Alpeninneren lokal an nasse Standorte gebunden (vgl. RICHARD 1969), wogegen sie im feuchten Zwischen- und Randalpengebiet und auch in den weniger abgeschirmten östlichen Innenalpen zwischen (1000—) 1400—2000 m flächig verbreitet ist.

Von den Arten der Hochstaudenflur und des Grünerlengebüsches (*Adenostyles alliariae*-Gruppe) sind sieben arten auch im Norden verbreitet (*Alnus viridis, Cicerbita alpina, Rumex alpestris, Athyrium distentifolium, Veratrum album, Geranium sylvaticum, Viola biflora* und *Valeriana sambucifolia*), während 12 Arten im Norden fehlen (*Adenostyles alliariae, Peucedanum ostruthium, Streptopus amplexifolius, Aconitum napellus, Cortusa matthioli, Poa hybrida, Achillea macrophylla, Crepis blattarioides, Salix appendiculata, Saxifraga rotundifolia, Chaerophyllum villarsii, Aconitum variegatum. Senecio nemorensis* geht nur in Skandinavien bis in die boreale Zone. *Alnus viridis* und *Veratrum album* wären bei enger Fassung der zweiten Gruppe zuzurechnen, werden aber im Norden durch sehr nahe verwandte Sippen ersetzt.

Zwischen die oberste Waldstufe (bzw. die Latschenstufe) und die alpinen Rasen schiebt sich in den Zentralalpen ein Zwergstrauchgürtel, der im klimatisch kontinentalen Kerngebiet (z. B. Graubünden) sehr schwach ausgebildet ist und gegen den Randbereich (z. B. die Niederen Tauern) an Bedeutung gewinnt. Im Glocknergebiet, das eine Zwischenstellung einnimmt, ist nur am Nordhang ein deutlicher Zwergstrauchgürtel ausgebildet (vgl. SCHARFETTER 1938, p. 27—28 und p. 354, sowie die dort zitierte Literatur).

Die *Empetrum nigrum*-Gruppe nach MAYER umfasst die Zwergsträucher und einige Grasartige des »alpin-subalpinen Kontaktbereiches«, die »bei natürlichem Vorkommen weitgehend waldfreie Standorte« besiedeln. Von den angeführten Arten sind *Juniperus nana, Empetrum nigrum, Arctostaphylos alpina, Loiseleuria procumbens, Vaccinium uliginosum* und *Juncus trifidus* durchwegs alpin + nordisch (boreal oder arktisch) verbreitet. Nur *Avenochloa versicolor*, die auch in alpinen Rasengesellschaften häufig auftritt (nach OBERDORFER 1970 *caricetalia curvulae*-Ordnungscharakterart), fehlt im Norden.

Die alpinen Rasengesellschaften (Karbonat- und Silikat-Urwiesen) enthalten zwar eine ganze Reihe auch im Norden verbreiteten Arten, die im System von BRAUN-BLANQUET als Charakterarten der alpin-nordischen *Elyno-Seslerietea* bzw. *Caricetea curvulae* gelten; die Dominanten der grossflächig verbreiteten Gesellschaften der Alpen sind aber fast durchwegs im Norden fehlende Arten der süd-mitteleuropäischen Gebirge: *Carex firma, C. sempervirens, Sesleria varia, Carex ferruginea* und *C. curvula.* Auch der Zahl nach überwiegen die im Norden fehlenden Arten. Eine Ausnahme machen nur die — meist kleinflächig verbreiteten Nacktried-Windecken (*Oxytropo-Elynion*), wo sowohl die meist dominante *Elyna myosuroides*, wie drei der von BRAUN-BLANQUET (1948—50) angeführten Charakterarten (*Antennaria carpatica, Carex capillaris* und *Gentiana tenella*) (altaiisch-) arktischalpin verbreitet sind, während nur eine, *Draba siliquosa* (= *D. carinthiaca*), im Norden fehlt.

Gegenüber den Nadelwald- und den Zwergstrauchgesellschaften fällt in den alpinen Rasen auf, dass hier die auch im Norden verbreiteten Arten nicht nur insgesamt eine geringere Rolle spielen, sondern auch zu einem grösseren Anteil kontinentalen Arealtypen angehören.

Fassen wir zusammen: Der im Randalpenbereich optimal entwickelte Buchenwald keilt gegen Norden zu, an Arten verarmend, aus, ebenso gegen die Innenalpen. Die Tanne fehlt schon im nord-mitteleuropäischen Tiefland und hat auch in der borealen Nadelwaldzone keine unmittelbare Entsprechung.

Der in den Randalpen Österreichs auftretende subalpine Fichtenwald fehlt in den am meisten ozeanischen Teilen der Alpen, zumindest als zonale Erscheinung; in ihm klingt das inneralpine Vorkommen aus, wobei der Unterwuchs im Randalpenklima und über Karbonatgestein oft noch laubwaldähnlich ist.* Der subalpine Latschengürtel der randlichen Alpenteile wird wieder von einer süd-mitteleuropäischen Holzart beherrscht. Ebenso herrschen in den alpinen Rasengesellschaften die süd-mitteleuropäischen Arten vor, sowohl was die Dominanz betrifft, als auch bezüglich der Artenzahl.

Es baut sich also die (in Österreich nicht mehr zonal verwirklichte) ideale Randalpine Stufenfolge keineswegs aus Vegetationstypen auf, die etwa in nördlichen Gebieten zentriert und von dort nur durch Areallücken getrennt wären; vielmehr lässt sich eine mit der Höhe zunehmende Beschränkung der dominanten Arten auf die süd-mitteleuropäischen Hochgebirge beobachten. Daneben kommt es allerdings oberhalb der Buchenstufe zu einer Anreicherung an boreal oder arktisch verbreiteten Arten.

Ganz anders liegen die Dinge in den Kerngebieten der Innenalpen, wo in der Montanstufe Vegetationstypen vorherrschen, die ihren Schwerpunkt in den trockenen Gebieten des Ostens und Nordostens haben und in den Alpen vom Hauptareal getrennt auftreten. Neben lichten Föhrenbeständen spielen Trockenrasengesellschaften (*Festucetalia valesiacae*, vgl. BRAUN-BLANQUET 1936 und 1961) eine bedeutende Rolle (*Stipa*-Steppen-Gürtel und *Pulsatilla*-Waldsteppen-Gürtel nach E. SCHMID). Darüber folgen im Extremfall nur fragmentarisch ausgebildete Fichtenwälder, während Lärche und Zirbe die obere Waldstufe beherrschen. Die Wälder haben also, was die dominanten Bäume betrifft, temperat-boreal-kontinentalen Charakter, der im Unterwuchs jedoch in einen mehr ozeanisch-borealen übergeht. Die überwiegende Anzahl der Arten des Unterwuchses gehört nämlich zu mehr ozeanischen Arealtypen, was sich am ehesten mit dem wesentlich besseren winterlichen Schutz durch die Baumschicht und den Schnee erklären lässt.

Verlässt man den extremen Kernbereich der Innenalpen, so fällt zunächst die montane Föhrenstufe aus und wird durch den montanen Fichtenwald ersetzt, der nur in einer relativ schmalen obersten Waldzone dem Lärchen-Zirbenwald weicht. Noch weiter randlich nimmt der montane Fichtenwald die süd-mitteleruopäische Tanne auf, während die Fichte zusammen mit der Lärche oder allein die Waldgrenze bildet, oder noch von einem Latschengürtel überlagert wird. Im randlichen Innenalpenbereich ist auch der fast rein borealarktische Zwergstrauchgürtel an besten ausgebildet.

* Bäume zeigen meist klimatischen Wechsel früher an als der geschützte Unterwuchs, der oft noch vom klimatisch günstigeren Gebiet in das ungünstigere reicht (z. B. Laubwaldunterwuchs im Kalkfichtenwald), während sich infolge des weitaus reicheren Artenangebotes im Unterwuchs edaphische Unterschiede meist stärker ausprägen als in der Baumschicht

Erst in den alpinen Rasen kommen auch in den Innenalpen die süd-mitteleuropäischen Arten zur Vorherrschaft. Insgesamt ist aber die alpine Stufe der Innenalpen reicher an arktischen Arten als die der Randalpen. Nach NOACK (1922) sind die meisten arktischalpinen Arten mit reliktischer Verbreitung auf die inneren Alpenteile beschränkt (vgl. auch NIKLFELD 1972 bzw. im Druck, b).

Wir haben also unter ozeanisch-randalpinen Verhältnissen von der Montan- bis zur Alpinstufe eine durchlaufende Dominanz süd-mitteleuropäischer Arten, während in den Innenalpen Montan-, Subalpin- und z. T. auch unterste Alpinstufe (Zwergsträucher) von submeridional-kontinentalen (Waldsteppe), temperat-boreal-kontinentalen (Koniferen) und borealen bis arktischen (vorwiegend) ozeanischen (Zwergsträucher) Artengruppen dominiert werden. Dagegen herrschen in der alpinen Rasenstufe rand- und inneralpin süd-mitteleuropäisch-alpine Arten vor.

Betrachtet man nicht nur die Dominanten, sondern den gesamten Artenbestand, so wird der Gegensatz zwischen Rand- und Innenalpen wesentlich geringer, indem einerseits extrazonale Vorposten der aussen- und der inneralpinen Vegetationszonen auftreten, im Unterwuchs der Wälder die Übergänge zwischen den Vegetationstypen und den Arealtypen mehr allmählich verlaufen als bei den dominierenden Bäumen und der disjunkte boreale Nadelwald eine ganze Reihe süd-mitteleuropäischer Pflanzensippen (auch »typische Nadelwaldarten«) in sich aufgenommen hat.

Es ist auffallend, dass mit dem Übergang in die alpine Rasenstufe in den Innenalpen ein plötzlicher Wechsel in der Dominanz von nordisch+alpinen zu südmitteleuropäischen Arten erfolgt. Die Ursachen liegen sowohl im Klima, wie im Wechsel der dominierenden Lebensformen und in der Vegetationsgeschichte.

Der klimatische Gegensatz zwischen Rand- und Innenalpen wird mit zunehmender Höhe immer geringer. Bei insgesamt sehr hohen Niederschlägen und tiefen Temperaturen sind die absoluten Unterschiede physiologisch nicht sehr bedeutsam und werden von lokalen Einflüssen überlagert wenn auch nicht gänzlich ausgeschaltet. Mit der Abnahme der grossklimatischen Unterschiede gewinnen kleinklimatische und edaphische, sowie historische Faktoren an Bedeutung. Durch die in dieser Höhenstufe häufigen flachgründigen Böden wird einerseits die Wirkung des Gesteins besonders deutlich, andererseits schafft die starke Auswaschung an tiefgründigen Stellen über verschiedenen Gesteinen analoge Bedingungen. Durch den Dominanzwechsel von relativ klimaempfindlichen Holzpflanzen zu (in der Gesamtheit) relativ unempfindlichen krautigen wird der grossklimatische Unterschied noch weniger wirksam. Historisch war die autochthone tertiäre Hochgebirgsvegetation besser als die Vegetation der tieferen Stufe imstande, entweder an Nunatakkern oder doch in tieferen Lagen der Alpen selbst die Glazialzeiten zu überdauern.

Während der Eiszeiten kam es dann zu einem lebhaften Austausch nicht nur zwischen der Flora der mitteleuropäischen Gebirge und der Arktis, sondern auch in geringerem Masse, zwischen den mitteleuropäischen und den asiatischen Gebirgen (altaisches Florenelement der Alpen). Es wäre daher ohne weiteres denkbar, dass arktisch-alpine Arten, die ja in relativ grosser Zahl in der alpinen Stufe vorhanden sind, hier auch dominieren könnten. Wenn dies trotzdem kaum der Fall ist, so dürfte die Ursache in den klimatischen Unterschieden zwischen der alpinen Stufe und der Arktis liegen. Wir dürfen wohl annehmen dass die Lebensbedingungen in den Alpen infolge des höheren Sonnenstandes, und der höheren Niederschläge im Verein mit den häufigen Wärmeeinbrüchen in der kühlen Jahreszeit (Föhn) günstiger sind als in der Arktis; auch das reich gegliederte alpine Relief, in dem Hanglagen vorwiegend, schafft bevorzugte Standorte. Da aber die an günstigere Bedingungen angepassten Arten in ihrem Optimum auch die kampfkräftigeren sind, ist die zonale Dominanz der autochthonen Arten nicht verwunderlich. Umgekehrt erlangen die arktischen Arten gerade an besonders ungünstigen Stellen grössere Bedeutung, wie an besonders flachgründigen Pionierstandorten (*Dryas octopetala*), Windecken (*Elyna myosuroides*) oder Schneetälchen mit extrem kurzer Vegetationszeit (*Salix herbacea*, *Sibbaldia procumbens*). Die relativ geringen grossklimatischen und die bedeutenden lokalklimatischen Unterschiede machen es auch verständlich, dass unter den arktisch-alpinen Arten das Verhältnis zwischen ozeanischen und kontinentalen ausgeglichener ist als bei den boreal-montanen Waldpflanzen, wo die ozeanischen Arealtypen eindeutig vorherrschen. Im übrigen ist auch in der Arktis der pflanzengeographische Unterschied zwischen ozeanischen und kontinentalen Gebieten verhältnismässig geringer als in niedrigeren Breiten (Jäger 1968).

Im Gegensatz zu den alpinen Rasen sind die dominierenden Arten des tertiären Gebirgswaldes in den Alpen grösstenteils durch die Eiszeiten vernichtet worden. Aber auch das Klima scheint heute dem tertiären zumindest in den Innenalpen so wenig zu entsprechen, dass die ehemals hier heimischen Baumarten, die wahrscheinlich den heute un südmediterranen Gebirgswald lebenden nahestanden, keine Lebensmöglichkeit mehr haben.

Interessant ist die Tatsache, dass der grösste Artenreichtum des gesamten Alpengebietes im Grenzstreifen zwischen Wald und alpinen Rasen liegt. Nach E. Schmid (1961) sind von seinen, sehr weit gefassten, Vegetationsgürteln der Schweiz der *Vaccinium uliginosum-Loiseleuria*-Gürtel (Zwergstrauch-Tundra-Gürtel) mit 353 Arten und der *Larix-Pinus cembra*-Gürtel (Lärche-Arven-Gürtel) mit 442 Arten die artenreichsten. Dies liegt wohl daran, dass sich hier bereits ein hoher Prozentsatz des »tertiäeren Grundstockes der Alpenflora« (Gams 1933) erhalten konnte. Hier ist aber auch von der Ökologie her infolge der Vielfalt der Standorte und des gegenüber der alpinen Rasenstufe günstigeren Wärmeklimas ein grosser Artenreichtum

möglich. Dabei ist durch natürliche Auflichtung des Waldes im Grenzbereich und schliesslichen Ausfall der Bäume für die insgesamt weniger wärmebedürftigen niederwüchsigen Lebensformen bei noch relativ günstigen Temperaturen, ein optimales Lichtklima gegeben.

Die thermophile Vegetation am Alpenrand

Wie besprochen, kommt der Alpennordrand mit seinem langsamen Absinken gegen Osten immer mehr in den Bereich eines warmen und trockenen Klimas zu liegen, wo die Buche als herrschende Holzart allmählich von den Bäumen des Eichen-Mischwaldes abgelöst wird. Im Wienerwald dringen thermophile Pflanzen weit in die Täler ein. Während die Hainbuche (*Carpinus betulus*) auch die von der Buche gemiedenen Talsohlen besiedelt, beherrschen die Traubeneiche (*Quercus petraea*) und nicht selten auch die ost-submediterrane Zerreiche (*Quercus cerris*) die sonnigen Hänge der niedrigeren Lagen. Mergelige, zum Wiener Becken zu abfallende Steilhänge tragen auch im Flysch-Wienerwald bereits Flaumeichenbuschwald.

Noch ausgeprägter wird der thermophile Charakter am Ostrand der Thermenalpen (Kalk-Wienerwald), wo Flaumeichenbuschwälder und artenreiche Trockenrasen miteinander verzahnt sind, während die Dolomitschluchten von Schwarzföhrenwäldern mit einem an thermophilen Arten angereicherten *Erico-Pinion*-Unterwuchs bestanden sind (WAGNER 1941, WENDELBERGER 1963 b). Die tiefgründigen Standorte der collinen Stufe werden von artenreichen Eichenmischwäldern eingenommen. Der besondere Artenreichtum des niederösterreichischen Alpenostrandes wird durch das Zusammentreffen mitteleuropäischer, kontinentaler, submediterraner und dealpiner Arten bewirkt, die sich hier in sehr charakteristischer Weise räumlich verteilen (vgl. NIKLFELD 1966 und besonders ZIMMERMANN 1972).

Am Ostabfall der südlich anschliessenden Zentralalpen wird durch das Ansteigen der Niederschläge, ein leichtes Absinken der Temperaturen und den Einfluss vorwiegend kalkarmer Grundgesteine die Flora bedeutend artenärmer und weniger thermophil. Nur im Grazer Paläozoikum tritt über Kalken der Flaumeichenbuschwald inselartig und sehr lokal wieder auf. Sonst wird *Quercus pubescens* auf warmen Silikathängen stellenweise (z. B. im Günser Bergland) durch *Quercus cerris* ersetzt. Als Kultur- und auch (subspontaner?) Waldbaum verleiht die Edelkastanie (*Castanea sativa*) der Landschaft bereits ein südliches Gepräge. Auch das Vorpostenvorkommen der Hopfenbuche (*Ostrya carpinifolia*) bei Weiz deutet illyrischen Einfluss an, der jedoch insgesamt noch sehr schwach ausgeprägt ist.

Am Südrand der Ostalpen (der ausserhalb der österreichischen Grenzen liegt) ist sowohl über Silikat- wie über Karbonatgesteinen der *Fraxinus ornus-Ostrya*-Wald zonal ausgebildet. Ins Innere des Alpengebietes und damit nach

Österreich dringt er nur extrazonal, und zwar isoliert und fragmentarisch bei Innsbruck und Zirl im Tiroler Inntal, kräftiger jedoch im Drautal und seinen Seitentälern. Er ist hier an Karbonatgestein und lokalklimatisch günstige Lagen gebunden. In den Karawanken kommt es dabei zu Durchdringungen mit dem *Pinus nigra*-Wald (AICHINGER 1933, MARTIN-BOSSE 1967).

Zum Problem der Floren- und Vegetationsgrenzen

Überblicken wir die Möglichkeiten, den österreichischen Alpenraum geobotanisch zu gliedern, so ist von vornherein klar, dass die Unterschiede zwischen der Waldregion und den alpinen Höhen grösser sein werden, als zwischen horizontal differenzierten Teilgebieten, die beide Stockwerke umschliessen. Deshalb wurden auch die bisherigen Gliederungen für die einzelnen Höhenstufen getrennt durchgeführt (VIERHAPPER & HANDEL-MAZZETTI 1905, HAYEK 1907), oder sie gründen sich im wesentlichen auf einen der beiden Bereiche (KERNER 1870, ENGLER 1901, VIERHAPPER 1924—25: alpine Region; SCHARFETTER 1938, ISCHERMAK 1940 a—d, MAYER & al. 1971: Waldregion). Wie nicht anders zu erwarten, folgen die regionalen Gliederungen des alpinen Bereichs floristischen, die der Waldregion vegetationskundlichen Kriterien.

Es ist hier nicht unsere Absicht, die vorliegenden Gliederungen im einzelnen zu diskutieren oder durch neue zu ersetzen; wir verweisen in dieser Hinsicht auf die jeweils jüngsten zusammenfassenden Arbeiten, nämlich die von MERXMÜLLER (1952) für den alpinen und von MAYER & al. (1971) für den bewaldeten Bereich. Dagegen wollen wir uns der schon eingangs angedeuteten Frage zuwenden, ob Koinzidenzen zwischen Grenzlinien innerhalb des oberen und des unteren Höhenbereichs bestehen; besonderes Augenmerk wird dabei der westöstlichen Untergliederung der beiden Kalkalpenzüge und des Zentralalpenzuges einerseits sowie der Rand-, Zwischen- und Innenalpen andererseits zuzuwenden sein, um, über diese Grundstrukturen hinaus, feinere Zusammenhänge aufzusuchen. Zuvor sei nur noch in aller Kürze skizziert, welche Grenzlinien zu einer solchen Betrachtung in jedem der beiden Bereiche herangezogen werden könnten.

Was die Grenzen alpiner und subalpiner Sippen betrifft, so sind jedenfalls in den Nord- und Zentralalpen die Westgrenzen östlicher Arten bei weitem deutlicher an bestimmten Scharungszonen gebündelt, als die Ostgrenzen westlicher Arten. Dies hängt sicherlich mit der besonders von MERXMÜLLER klar nachgewiesenen Rolle der östlichsten Alpen als bevorzugtes glaziales Refugium zusammen. So sind in den Nördlichen Kalkalpen nach MERXMÜLLER z. B. von den Sippen mit Süd—Nordost-Disjunktion westwärts nur 2 etwa bis zur Traisen, 2 zur Enns, 3 zur Steyr verbreitet, während 7 etwa an der Traun ihre westliche Arealgrenze finden, wieder nur 2 bis zur Salzach, aber 5 bis zur Saalach gehen. Auch bei anderen Artengruppen ist die Traunlinie besonders deutlich, östlich und westlich davon sind weniger ausgeprägte Grenzbäufungen erkennbar. In den Zentralalpen verlaufen — nicht ganz so markante — Scharungzonen von westlichen Arealgrenzen längs einer Linie Sölkpass-Neumarkter Sattel (vgl. NIKLFELD, im Druck, a), am Ostrand der Hohen Tauern (»Katschberglinie«, VIERHAPPER 1924) und auf den Südabfall der Hohen Tauern beschränkt, durch Osttirol.

Die Ostgrenzen westlicher Sippen sind bisher weniger genau studiert worden. So können wir uns hier nur mit Vorbehalten auf die Darstellung von VIERHAPPER (1924) stützen, der in den Nördlichen Kalkalpen eine Lechlinie, eine Linie am Sonnwendgebirge, aber auch wieder die Traunlinie hervorhebt. Gerade diese ist mit den östlichen Arealgrenzen von *Draba tomentosa, Calium helveticum, Leucanthemum halleri* und *Alchemilla hoppeana* auch aus heutiger Sicht recht gut dokumentiert. Aus den Zentralalpen nennt VIERHAPPER eine Brennerlinie und, wiederum besser belegt, die Katschberg-(Gadstädter Tauern-)Linie, an der sich also, ähnlich wie an der Traunlinie im Norden, Westgrenzen östlicher mit Ostgrenzen westlicher Arten treffen.

In den floristisch sehr reichen Südalpen mit ihren zahlreichen Endemiten gibt es ein ähnliches Westost- und Ostwest-Florengefälle wie in den nördlichen Ketten. Nach HAYEK (1907) zeigen die östlichen Karawanken eine nähere floristische Verwandtschaft mit den südlich vorgelagerten Steiner (Sanntaler) und Julischen Alpen (»Julischer Gau«), während die westlichen Karawanken zusammen mit den Karnischen Alpen eine floristische Einheit (»Karnischer Gau«) bilden. Grosse Eigenständigkeit zeigen die Südtiroler Dolomiten; einige

für sie charakteristische Arten beginnen schon in den Karnischen Alpen oder Lienzer Dolomiten, z. B. *Androsace hausmannii*.

Dem sind nun die Vegetationsgrenzen in der Waldregion gegenüberzustellen. Wir benützen dazu die Einteilung Österreichs in 9 Waldgebiete und eine grössere Zahl ihnen untergeordneten Wuchsbezirke von MAYER & al. (1971), soweit sich diese Einteilung auf die Alpen bezieht: Das Nördliche randalpine Fichten-Tannen-Buchenwaldgebiet (Waldgebiet 5) deckt sich weitgehend mit den Nördlichen Kalkalpen. Nur deren innerste Teile fallen bereits ins Zwischenalpine Fichten-Tannenwaldgebiet (3). Das Südliche randalpine Fichten-Tannen-Buchenwaldgebiet (6) umfasst das Klagenfurter Becken und den österreichischen Anteil an den Südalpen mit Ausschluss der westlichsten (innersten) Teile, also ohne Lienzer Dolomiten und westliche Karnische Alpen, die schon dem Waldgebiet 3 zufallen. Als eigenes Wuchsgebiet (4) wird das Südöstliche randalpine Fichten-Tannen-(Buchen) waldgebiet, also das steirische Randgebirge samt seinen Ausläufern in der Buckligen Welt und dem mittleren Burgenland, ausgeschieden. — Das Inneralpine Fichtenwaldgebiet (1) umfasst den Ostteil der Verwallgruppe, die Ötztaler und Stubaier Alpen, den grössten Teil des Südabfalls der Hohen Tauern und das Defereggengebirge; es wird im Osten vom gemässigten Inner-alpinen Tannen-Fichtenwaldgebiet (2) umgürtet, dem der Nordabfall der Zillertaler Alpen und der Hohen Tauern, der Südabfall der Zillertaler Alpen und der Hohen Tauern, der Südabfall der Niederen Tauern und das Nockgebiet angehören. — Das Zwischenalpine Fichten-Tannenwaldgebiet (3) umfasst die Streifen zwischen Randalpen (4, 5, 6) und Innenalpen (1, 2), also Teile der Talgebiete von Ill, Lech, Inn, Salzach und Enns, das obersteirische Mur-Mürz-Gebiet sowie das Gurk- und Draugebiet in Oberkärnten. (Auf die Grenzen der untergeordneten Wuchsbezirke gehen wir erst unten, soweit nötig, ein.)

Welche Koinzidenzen zwischen Grenzlinien oder -säumen in oberen und im unteren Höhenbereich ergeben sich nun?

a) Für den Westen Österreichs sind nur Aussagen von bedingter Gültigkeit möglich, da die von hier angegebenen alpinen floristischen Grenzlinien noch nicht ausreichend abgesichert sind. Sollte sich etwa die Existenz von VIERHAPPERS (an ENGLER und HAYEK anknüpfender) Lechlinie bestätigen, so entspräche ihre Lage etwa jenem Streifen, an dem das im Vorarlberg noch ± die ganze Breite der Nördlichen Kalkalpen einnehmende randalpine Waldgebiet (5) mit seinem hier besonders mild-ozeanischen Klima bis an die Nordabdachung der Allgäuer Alpen zurückweicht, während weiter östlich das Zwischenalpine Fichten-Tannenwaldgebiet (3) von Süden her bis zur linken Flanke des Lechtals ausgreift, also weit in die Kalkalpen vordringt. Noch problematischer erscheint die Florengrenze, die nach KERNER etwa zwischen Stubaier und Zillertaler Alpen die Tiroler Zentralalpen in einen westlichen und einen östlichen Abschnitt gliedern soll, also VIERHAPPERS Brennerlinie; hätte sie Bestand, so entspräche ihre Lage an der Zentralalpen-Nordabdachung etwa dem Westost-Übergang vom zentralen Fichten- (1) zum randlichen Tannen-Fichtenwaldgebiet (2) der Innenalpen.

b) Besser fundierte Aussagen sind im Osten der Nord- und Zentralalpen möglich. So kann die Traungrenze alpiner und subalpiner Sippen mit der wenig weiter östlich, nämlich am Ostabfall des Toten Gebirges, verlaufenden Grenze zwischen Westlich + mittlerem (5.1) und Östlichen (5.2) Wuchsbezirk der Nördlichen Randalpen verglichen werden. Annäherung an die Sölk-Neumarkter Sattel-Grenzzone zeigt die West- bis Nordgrenze des Öst-

lichen (+ südlichen) Wuchsbezirks (3.2) der Zwischenalpen gegen deren Nördlichen Wuchsbezirk (3.1) bzw. gegen die randlichen Innenalpen (2) im obersteirischen Murtal und im Kärntner Nockgebiet. Etwa am Ostrand der Hohen Tauern verläuft die Westgrenze des Östlichen Wuchsbezirkes der randlichen Innenalpen (2.1), und zwar nördlich des Hauptkammes gegen deren Nördlichen Wuchsbezirk (2.2), südlich des Hauptkammes gegen das Inneralpine Fichtenwaldgebiet (1).

c) Im äussersten Osten ist der Wuchsbezirk »Ostrand« der Nördlichen Randalpen (5.3) zwar floristisch sehr gut gekennzeichnet (vgl. NIKLFELD 1970), wird aber erst an seinem Südrand von alpinen Höhen überlagert (Schneeberg-Rax). Die alpine Stufe über dem Südöstlichen Randalpengebiet (4) ist vorwiegend negativ durch besondere Artenarmut gekennzeichnet. Subalpin und montan sind für den Südlichen Wuchsbezirk (Gleinalpe-Koralpe, 4,2) einige Reliktendemiten besonders kennzeichnend (*Doronicum cataractarum*, *Moehringia diversifolia*, *Saxifraga paradoxa*).

d) In den Südlichen Kalkalpen markiert das Zurückweichen des Innensaumes der Randalpenzone (6.1) aus Österreich gegen Südwesten — etwa am Ostrand der Lienzer Dolomiten und der hohen westkarnischen Gipfelkämme — ungefähr jenen Grenzstreifen, jenseits dessen, über einer Waldstufe von zwischenalpinem Charakter (3), manche für die Dolomiten kennzeichnende, ausgesprochen hochalpine Arten einsetzen.

Es lassen sich also einige Entsprechungen zwischen Grenzlinien in verschiedenen Höhenbereichen aufzeigen, wobei eine genaue Deckung, abgesehen vom vagen Charakter jeder einzelnen dieser Linien, schon deswegen nicht zu erwarten ist, weil für die Waldvegetation häufig Höhenkämme natürliche Grenzen darstellen, während diese für die alpine Vegetation gerade die Lebensgrundlage bilden. Immerhin dürften die Koinzidenzen ausreichen, um zumindest deskriptiv vom besonderen geobotanischen Gesamtcharakter gewisser Teillandschften zu sprechen. Es erschiene uns verfrüht — wenn überhaupt sinnvoll! — diesen stufentransgressiven Teillandschaften und den sie trennenden Grenzen formalen Status, etwa im Rahmen einer hierarchischen Regionalgliederung der Alpen, zuzuerkennen. Wir wollen aber die hier angedeutete, in Zukunft sicher im Detail erst zu fundierende und auszubauende Betrachtungsweise den stufeninternen Gliederungssystemen ergänzend an die Seite stellen.

Versuchen wir abschliessend einen Ausblick auf denkbare Ursachen der erwähnten Entsprechungen! Eine Voraussetzung klimatischer Art sind zweifellos die innerhalb der einzelnen Teilgebiete gleichsinnig verlaufenden Luftmassenbewegungen, die sich allerdings in den verschiedenen Höhenstufen graduell und auch qualitativ-verschieden auswirken. Können sie aber unmittelbares Agens für die beobachteten Parallelitäten der räumlichen Differenzierung sein? In der Waldstufe ist es die zonale Vegetation, die sich

hinsichtlich der dominanten Baumarten und in klarer Grossklimaabhängigkeit regional wandelt; im alpinen Bereich sind die zonalen Vegetationstypen, sind die dominanten Arten regional weitgehend dieselben. Der bei weitem überwiegende Teil der Differenzierung alpiner Vegetation wird von den kleinräumig überaus wechselhaften Relief-, Boden-, und Mikroklimaverhältnissen gesteuert, und erst bei viel subtilerer Betrachtung werden floristische Unterschiede von dem Typus deutlich, wie sie an den erwähnten Grenzlinien auftreten. Wir meinen deshalb, dass unsere Parallelitäten viel eher die Folge komplizierterer Kausalketten sein werden. So könnte zum Beispiel das Grossrelief der Alpen als eine gemeinsame Grundlage gesehen werden, in dem es sowohl die Wetterablaufe, damit das Regionalklima und die Waldvegetation entscheidend beeinflusst, als auch mit dem wechselnden Angebot an Standorten in verschiedener Höhenlage und an spezifischen Kleinreliefformen zur regionalen Differenzierung der alpinen Flora und Vegetation beiträgt. Übrigens war die eiszeitliche Vergletscherung der Alpen in ihrer räumlichen Verteilung und somit auch die Lage eisfreier Refugien bestimmter Floren- und Vegetationskomponenten ebenfalls vom Grossrelief abhängig; die lockeren Koinzidenzen historisch geprägter Reliktareale alpiner Pflanzensippen zu rezenten Waldvegetationsgebieten im Osten der österreichischen Alpen mögen unter diesem Blickwinkel zwanglos verständlich werden. Wie ökologische Differenzierungen grossräumiger und lokaler Art mit historischen Faktoren im einzelnen verknüpft sind, dieser Frage werden noch weitere Analysen zu widmen sein; vielleicht erweist sich die hier skizzierte Betrachtungsweise dabei als nützlich.

LITERATUR

1. Aichinger, F. (1933): Vegetationskunde der Karawanken. Pflanzensoziologie 2. Jena.
2. Braun-Blanquet, J. (1936): Über die Trockenrasengesellschaften des Festucion vallesiacae in den Ostalpen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **46**, 169—189.
3. Braun-Blanquet, J. (1948—50): Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens. Vegetatio **1**, 29—41, 129—146, 285—316; **2**, 20—37, 214—238, 341—360.
4. Braun-Blanquet, J. (1961): Die inneralpine Trockenvegetation. Geobotanica selecta 1. Stuttgart.
5. Braun-Blanquet, J.—Pallmann, H. & Bach, R. (1954): Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. II. Vegetation und Böden der Wald- und Zwergstrauchgesellschaften (Vaccinio-Piceetalia). Ergebn. Wiss. Unters. Schweiz. Nationalparks, ser. nov. **4** (28): 200 pp. 17 ff. 21 Tabellen.
6. Bresinsky, A. (1965): Zur Kenntnis des circumalpinen Florenelementes im Vorland nördlich der Alpen. Ser. Bayer. Bot. Ges. **38**, 5—67 + Karten.
7. Ellenberg, H. (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Einführung in die Phytologie 4 (2). Stuttgart.
8. Engler, A. (1901): Die Pflanzen-Formationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette . . . Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin, Appendix **7**, 96 pp., 1 Karte.
9. Floristische Arbeitsgemeinschaft Steiermark (Leitung: F. Ehrendorfer) (1967): Areale charakteristischer Gefässpflanzen der Steiermark (I, II). In Atlas der Steiermark: Kartenblätter 21—22. Graz.
10. Gams, H. (1930): Über Reliktföhrenwälder und das Dolomitphänomen. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich **6**, 32—80.

11. GAMS, H. (1931—32): Die klimatische Begrenzung von Pflanzenarealen und die Verteilung der hygrischen Kontinentalität in den Alpen. 2. Ges. Erdkunde Berlin 1931: 321—346, 1932: 52—68, 178—198.
12. GAMS, H. (1933): Der tertiäre Grundstock der Alpenflora. Jahrb. Ver. Schutze Alpenpfl. **5,** 7—37.
13. HAYEK, A. v. (1907): Die pflanzengeographische Gliederung Österreich-Ungarns. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **57,** (223)—(233).
14. JÄGER, E. (1968): Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. Feddes Repert. **79,** 157—335.
15. KERNER, A. (1870): Die natürlichen Floren im Gelände der deutschen Alpen. In Schaubach A.: Die deutschen Alpen 1. ed. 2 (1871): dasselbe als Vorausabdruck: 66 pp. (1870). Jena.
16. KRISAI, R. (1960): Pflanzengesellschaften aus dem Ibmer Moor. Jahrb. Oberösterr. Musealver. **105,** 155—208.
17. KRISAI, R. (1965): Pflanzensoziologische Untersuchungen in Lungauer Mooren. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **105/106,** 94—136.
18. MARTIN-BOSSE, H. (1967): Schwarzföhrenwälder in Kärnten. Angew. Pflanzensoziol. (Wien) **20,** 97 pp., 11 Tabellen.
19. MAYER, H. (1962): Gesellschaftsanschluss der Lärche und Grundlagen ihrer natürlichen Verbreitung in den Ostalpen. Angew. Pflanzensoziol. (Wien) **17,** 5, 7—56.
20. MAYER, H. (1963): Tannenreiche Wälder am Nordabfall der mittleren Ostalpen. München—Basel—Wien.
21. MAYER, H. (1969): Tannenreiche Wälder am Südabfall der mittleren Ostalpen. München—Basel—Wien.
22. MAYER, H.: im Druck. Wälder des Ostalpenraumes.
23. MAYER, H. & al. (1971): Die Waldgebiete und Wuchsbezirke Österreichs. Centralbl. Gesamte Forstwesen **88,** 129—164.
24. MERXMÜLLER, H. (1952): Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. Jahrb. Ver. Schutze Alpenpfl.-Tiere **17,** 96—133 (1952); **18,** 135—158 (1953): **19,** 97—139 (1954); dasselbe als Vorausabdruck: 105 pp. (1952).
25. MEUSEL, H. (1943): Vergleichende Arealkunde. Berlin—Zehlendorf.
26. MEUSEL, H.—JÄGER, E.—WEINERT, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena.
27. NIKLFELD, H. (1966): Zur Vegetationsverteilung am Alpen-Ostrand bei Wien. Angew. Pflanzensoziol. (Wien) **18/19,** 211—219.
28. NIKLFELD, H. (1970): Der niederösterreichische Alpenostrand — ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippen. Jahrb. Ver. Schutze Alpenpfl.-Tiere **37,** 42—94 (1970); dasselbe als Vorausabdruck: 54 pp. (1970).
29. NIKLFELD, H. (1972): Charakteristische Pflanzenareale. In Atlas der Republik Österreich: Kartentafel IV/1a—i. Wien.
30. NIKLFELD, H.: im Druck, a. Erläuterungen zu: Areale charakteristischer Gefässpflanzen der Steiermark (I, II). Im Erläuterungsband zum Atlas der Steiermark. Graz.
31. NIKLFELD, H.: im Druck, b. Über Grundzüge der Pflanzenverbreitung im Österreich und einigen Nachbargebieten. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien.
32. NOACK, A. 1922. Über die seltenen nordischen Pflanzen in den Alpen. Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich **95,** 280 pp.
33. OBERDORFER, E. (1970): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland, ed. 3. Stuttgart
34. OTTO, H. (1971): Die Temperaturumkehr in der Südweststeiermark. Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark **101,** 97—118.
35. PAWŁOWSKI, B. (1970): Remarques, sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. — Vegetatio **21,** 181—243.
36. REHDER, H. (1965): Die Klimatypen der Alpenkarte im Klimadiagramm-Weltatlas (Walter u. Lieth) und ihre Beziehungen zur Vegetation. Flora 8. **156,** 78—93.
37. RICHARD, L. (1969): Une interprétation éco-physiologique de la répartition de l'aune vert (Alnus viridis). Doc. Carte Vég. Alpes **7,** 7—23.
38. SAXER, A. (1955) Die Fagus-Abies- und Piceagürtelarten in der Kontaktzone der Tannen- und Fichtenwälder der Schweiz. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz **36,** 198 pp.
39. SCHARFETTER, R. (1938): Das Pflanzenleben der Ostalpen. Wien.
40. SCHMID, E. (1936) Die Reliktföhrenwälder der Alpen. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz **21,** 199 pp., 2 Karten.
41. SCHMID, E. (1961): Erläuterungen zur Vegetationskarte der Schweiz. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz **39,** 52 pp.

42. SOÓ, R. (1933a): Floren- und Vegetationskarte des historischen Ungarns. Debreceni Tisza István Tud. Társ. Honis. Bizott. Kiadv. **8**, (30): 35 pp., 2 tt.
43. SOÓ, R. (1933b): Analyse der Flora des historischen Ungarns (Elemente, Endemismen, Relikte). Magyar Biol. Kutatóint. Munkái (Tihany) **6**, 173—194.
44. SOÓ, R. (1940): Vergangenheit und Gegenwart der pannonischen Flora und Vegetation. Nova Acta Laop., ser. nov. **9**: 1—49, t. I—X.
45. SOÓ, R. (1961a): Neue floristisch-geobotanische Einteilung Ungarns. Ann. Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol. **4**, 155—166.
46. SOÓ, R. (1961b): Grundzüge zu einer neuen floristisch-zönologischen Pflanzengeographie Ungarns. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **7**, 147—174.
47. SOÓ, R. (1964): Magyarország florisztikai és cönológiai növényföldrajza. In Soó R.: A magyar flóra és vegetáció rendszertani növényföldrajzi kézikönyve **1**, 96—129, 1 t. Budapest.
48. TSCHERMAK, L. (1940a—d): Gliederung des Waldes der Reichsgaue Wien und Niederdonau (. . . Kärnten und Steiermark, . . . Salzburg und Oberdonau; Tirols, Vorarlbergs und der Alpen Bayerns) in natürliche Wuchsbezirke. Centralbl. Gesamte Forstwesen **66**, 25—35; 59—66; 75—87; 106.
49. VIERHAPPER, F. (1914): Zur Kenntnis der Verbreitung der Bergkiefer (Pinus montana) in den östlichen Zentralalpen. Österr. Bot. Z. **64**, 369—407.
50. VIERHAPPER, F. (1924): Beitrag zur Kenntnis der Flora der Schweiz nebst vergleichend-pflanzengeographischen Betrachtungen über die Schweizer- und Ostalpen. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich **1**, 311—361.
51. VIERHAPPER, F. (1924—25): Über endemische Alpenpflanzen. Alpenfreund (München) 1924 (10, 12), 1925 (1, 3, 4, 5).
52. VIERHAPPER, F.—HANDEL-MAZZETTI H. v. (1905): Führer zu den wissenschaftlichen Exkursionen des II. internationalen botanischen Kongresses. III. Exkursion in die Ostalpen. Wien.
53. WAGNER, H. (1941): Die Trockenrasengesellschaften am Alpenostrand. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat., **104**(1): 81 pp., lt.
54. WAGNER, H. (1971): Natürliche Vegetation. In Atlas der Republik Österreich: Kartentafel IV/3. Wien.
55. WENDELBERGER, G. (1963a): Das Reliktvorkommen der Schwarzföhre (Pinus nigra Arnold) am Alpenostrand. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **75**, 378—386.
56. WENDELBERGER, G. (1963b): Die Relikt-Schwarzfährenwälder des Alpenostrandes. Vegetatio **11**, 265—287.
57. ZIMMERMANN, A. (1972): Pflanzenareale am niederösterreichischen Alpenostrand und ihre florengeschichtliche Deutung. Diss. Bot. **18**, 199— pp.
58. ZUKRIGL, K.: im Druck. Montane und subalpine Waldgesellschaften am Alpenostrand unter mitteleuropäischem, pannonischem und illyrischem Einfluss. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst. Mariabrunn.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 165—179 (1973)

ALLGEMEINER ÜBERBLICK ÜBER DIE WECHSELFEUCHTEN NIEDERUNGS-WIESEN JUGOSLAWIENS IM ZUSAMMENHANG MIT DEN KLIMATISCHEN VERHÄLTNISSEN

Von

LJ. ILIJANIĆ

BOTANISCHES INSTITUT DER UNIVERSITÄT, ZAGREB

(Eingegangen: am 1. Januar 1973)

Interesting correlation has been established between the climate and the distribution of communities of moist lowland meadows in Yugoslavia.

It is in the north-western parts, mainly in Slovenia, in the region of moderately warm, perhumid climate, that the communities of alliance *Molinion* are spread, and they are gradually replaced by the alliance *Deschampsion* parallelly with decreasing precipitation in the south-east direction of the Sava Valley.

The alliance *Trifolion pallidi* is distributed further down towards the east of Croatia in the Sava Valley and analogous regions of Bosnia and Serbia, where the climate is still drier, semi-humid to semi-arid.

The warm, south-eastern submediterranean territories of Jugoslavia, mainly in Macedonia, with semi-arid to arid climate are noted for the meadow of the alliance *Trifolion resupinati*, and the submediterranean, semi-humid, warm regions of Croatia and corresponding adjacent areas are characterized by the meadow of the alliance *Molinio-Hordeion secalini*.

Einleitung

Als vor etwa fünfzehn Jahren umfangreichere synökologische Untersuchungen der Niederungswiesen in der Saveniederung (Nordkroatien) aufgenommen wurden (ILIJANIĆ 1957), konnte eine interessante Übereinstimmung zwischen der Verbreitung der untersuchten Wiesen und dem Klima des betreffenden Gebietes festgestellt werden (ILIJANIĆ 1963).

Da in neuerer Zeit die Niederungswiesen Serbiens und Mazedoniens erforscht sind, die Wiesen der submediterranen Gebiete Kroatiens schon früher bekannt waren und neuerdings entsprechende Untersuchungen in Slowenien aufgenommen wurden, können unsere Betrachtungen auf ein grösseres Gebiet Jugoslawiens erweitert werden.

Zuerst möchten wir kurz die wichtigsten höheren pflanzensoziologischen Einheiten der feuchten Niederungswiesen darstellen, die bis jetzt auf dem betrachteten Gebiete Jogoslawiens bekannt sind.

Systematische Übersicht der höheren Vegetationseinheiten

Die ersten pflanzensoziologischen Untersuchungen der Niederungswiesen in Jugoslawien wurden vor etwa 40 Jahren von HORVATIĆ (1930, 1934)

durchgeführt. Zwei damals neu beschriebene Verbände, u. zw. *Deschampsion caespitosae* H-ić 1930 aus Nordkroatien und *Molinio-Hordeion secalini* H-ić 1934 von der Insel Pag, wurden in die mittereuropäische Ordnung *Molinietalia* eingegliedert.

Zwanzig Jahre später hat ZEIDLER (1954) einen neuen Verband *Alopecurion utriculati* beschrieben, unter dem die feuchten Wiesen klimatisch und pflanzengeographisch sehr verschiedener Gebiete der Balkanhalbinsel erfasst wurden.

Nach den umfangreichen Untersuchungen in Mazedonien hat drei Jahre später MICEVSKI (1957) den Verband *Trifolion resupinati* beschrieben, da die Wiesen Mazedoniens in einen weitgefassten *Alopecurion utriculati* Zeidler nicht eingegliedert werden können.

Obwohl der Verband *Alopecurion* nicht aufrechterhalten worden konnte (vgl. auch HORVATIĆ 1963, JOVANOVIĆ R. 1965), wurde die Beschreibung des Verbandes doch ein Anlass zur weiteren Überprüfung der älteren Konzeptionen.

Als HORVATIĆ die Vegetationskarte der Insel Pag vorbereitete und alle bisherigen Resultate der Vegetationsuntersuchungen in Jugoslawien revidierte, kam er zu dem Schluss, dass die Wiesen, die früher zum Teil als *Molinio-Hordeion*, zum Teil als *Alopecurion utriculati* bzw. *Trifolion resupinati* in Rahmen verschiedener Ordnungen (*Arrhenatheretalia*, *Molinietalia*) beschrieben wurden, als eine besondere Ordnung *Trifolio-Hordeetalia* H-ić zusammengefasst werden können (HORVATIĆ 1963).

Es sei betont, dass diese Konzeption weit besser zu sein scheint als frühere, nach denen alle submediterranen Feuchtwiesen in mitteleuropäische Ordnungen eingereiht wurden.

Das *Deschampsion caespitosae* H-ić 1930, das — wie Soó (1957 : 353, 1971 : 138) mit Recht bemerkt — zum Teil die Gesellschaften des *Magnocaricion* umfasst, wurde zuerst der *Molinietalia* angegliedert (HORVATIĆ 1930), später aber gleichfalls als eine besondere Ordnung *Deschampsietalia* ausgeschieden (HORVATIĆ 1958). Die erste Lösung scheint jedoch besser zu sein. Die Ordnung ist floristisch nicht genug charakterisiert, und die Selbständigkeit erscheint ungenügend. Deswegen haben wir den Namen in der Systematischen Übersicht (s. unten) unter einem Fragezeichen angegeben.

Nach der Beschreibung der Ordnung *Trifolio—Hordeetalia* zeigte sich, dass auch die wechselfeuchten Wiesen der ostkontinentalen Gebiete Kroatiens und die analogen Gebiete Bosniens und Serbiens in diese Ordnung eingereiht werden müssen.

Aus den Untersuchungen in verschiedenen Gebieten Jugoslawiens (z. B. CINCOVIĆ 1959, DANON 1962, GAŽI-BASKOVA 1963, 1964, HORVATIĆ 1930, 1934, 1939, 1958, 1963, 1968; ILIJANIĆ 1957, 1963, 1966; R. JOVANOVIĆ 1957, 1965; MICEVSKI 1957, 1964; RITTER-STUDNICKA 1954, SLAVINIĆ 1948,

Stjepanović-Veseličić 1953, Zeidler 1954 u. a.) konnte man aber schliessen, dass die genannten Wiesen in Rahmen der Ordnung *Trifolio—Hordeetalia* weder dem *Trifolion resupinati*, — noch dem *Molinio—Hordeion secalini-*, sondern einem besonderen *Trifolion pallidi*-Verband angehören (Ilijanić 1969).

Nachdem die Fragen der systematischen Stellung kurz besprochen sind, können wir die systematische Übersicht folgender massen darstellen:

Klasse: **MOLINIO-ARRHENATHERETEA** Tx 1947

Ordnung: **MOLINIETALIA.** W. Koch 1926

Verband: **Molinion** W. Koch 1926 (Kennarten)

Ophioglossum vulgatum L.
Gentiana pneumonanthe L.
Serratula tinctoria L.
Succisa pratensis Mnch
Molinia coerulea (L.) Mnch
Galium boreale L.
Allium angulosum L.
Iris sibirica L. u. a.

Ordnung: **DESCHAMPSIETALIA** H-ić (1956) 1958

Verband: **Deschampsion caespitosae** H-ić 1930

Deschampsia caespitosa (L.) Beauv.
Succisella inflexa (Kluk) Beck
Gratiola officinalis L.
Trifolium hybridum L.
Poa palustris L. subsp. *leviculmis* (Borb. H-ić
Scutellaria hastifolia L.
Orchis palustris Jacqu.

Ordnung: **TRIFOLIO-HORDEETALIA** H-ić 1963

Verband: **Molinio-Hordeion secalini** H-ić 1934

Scilla pratensis W. K.
Ranunculus neapolitanus Ten.
Aristolochia rotunda L.
Centaurea angustifolia Schrk. var. *pagensis* H-ić
Peucedanum coriaceum Rchb. subsp. *pospichalii* (Thell. H-ić)
Gladiolus illyricus Koch
Holoschoenus vulgaris Lk. vorw. var. *australis* (L.) Hay.

Verband: **Trifolion pallidi** I-ić 1969

Trifolium pallidum W. K.
Ranunculus steveni Andrz.
Lathyrus nissolia L. var. *glabrescens* Freyn

Clematis integrifolia L.
Cirsium canum (L.) M. B.
Lythrum virgatum L.
Medicago arabica (L.) All.

Verband: **Trifolion resupinati** Micev. 1957

Trifolium resupinatum L.
Hordeum maritimum With./incl. subsp. *gussoneanum* (Parl.) A. et G.)
Ranunculus velutinus Ten.
Oenanthe stenoloba Schur.
Cirsium canum (L.) M. B. subsp. *macedonicum* Form.
Lychnis flos cuculi L. subsp. *subintegra* Hay.

Verbreitung der untersuchten Wiesengesellschaften in den Niederungsgebieten Jugoslawiens

Hier werden nur Niederungsgebiete (bzw. unterste Vegetationsstufen) vom Nordwesten nach Südosten in Betracht gezogen, weil dort der Parallelismus bzw. Zusammenhang zwischen Klima- und Vegetationsveränderungen, unter sonst analogen Standortbedingungen, sehr klar und übersichtlich zutage tritt und leicht zu verfolgen ist.

Der erstgenannte Verband *Molinion* ist vor allem im Nordwesten bzw. in Slowenien verbreitet (Abb. 1).*

Gegen Südosten in Savetal (Posavina) verschwindet das *Molinion* allmächlich und wird durch das *Deschampsion* ersetzt. Dieses reicht im Savetal ungefähr bis zum Fluss Orljava. Weiter nach Osten bzw. Südosten (in Ostkroatien, Nordostbosnien und in den entsprechenden Gebieten Serbiens) ist das *Trifolion pallidi* verbreitet, das in den südlichen Teilen Serbiens ohne scharfe Grenze in das *Trifolion resupinati* überleitet, das im submediterranen Gebiet Mazedoniens die beste Entwicklung erreicht.

So kommen wir schrittweise von den mitteleuropäischen *Molinion*- durch Übergänge bis zu den südosteuropäischen *Trifolion resupinati*-Wiesen an den Save-, Morava- und Vardar-Tälern entlang.

Einen anderen Weg können wir durch das Küstenland verfolgen, u. zw. vom *Molinion* im slowenischen Binnenland zum *Molinio-Hordeion secalini* (im submediterranen Gebiet), das nach Süden wieder zum *Trifolion resupinati* überleitet.

* Die verwandten *Molinietalia*-Wiesen im Dravetal bei Osijek in Nordostkroatien (ILIJANIĆ 1968) ziehen wir hier nicht in Betracht, da die Standortverhältnisse in den Gebieten, in denen diese Wiesen entwickelt sind, mit denjenigen in den anderen betrachteten Gebieten nicht direkt vergleichbar sind. Nach BALÁTOVÁ (1969) gehörten sie sogar nicht dem Verband *Molinion*, wie ILIJANIĆ (1968) annahm, sondern einem anderen Verband an (*Cnidion venosi* Balátová 1965). Nach OBERDORFER (1967) ist dieser Verband umstritten (vgl. auch Soó 1971), wir möchten aber hier auf die Diskussion über die Selbständigkeit des *Cnidion venosi* nicht eingehen.

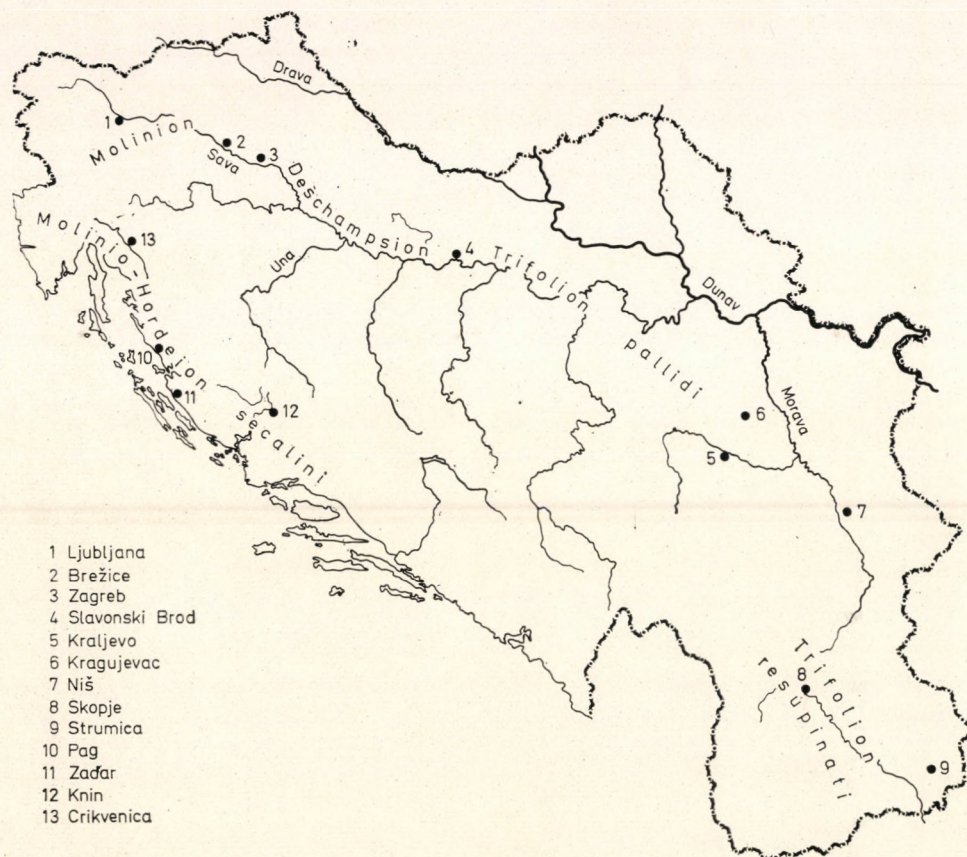



Abb. 1

Klimaverhältnisse

Allmähliche, aber ziemlich klare Veränderungen in der Zusammensetzung der Wiesen, können mit den Unterschieden des Klimas der entsprechenden Gebiete in Zusammenhang gebracht werden.

Vom Nordwesten nach Südosten werden die Niederschlagsmenge (in den Niederungen) kleiner (Tab. 1). Ljubljana (im Nordwesten) hat im Jahresdurchschnitt über 1600 mm, Skopje (im Südosten, auf der anderen Seite Jugoslawiens) nur 477 mm Niederschläge. Die Unterschiede in den Vegetationsperioden sind noch ausgeprägter. In Ljubljana fallen vom April bis September 872 mm Niederschläge, in Skopje in selben Zeitabschnitt nur 211 mm.

Das Küstenland ist niederschlagsreich; so hat z. B. Rijeka soviel Niederschläge wie Ljubljana (etwa 1654 mm) und doch ist Niederschlagsverteilung eine ganz andere, und die Temperaturen liegen weit höher.

Tabelle 1

Mittlere monatliche und jährliche

Ort	Seehöhe (m)	I	II	III	IV	V
Ljubljana	298	88	70	112	120	148
Vrhnika	296	99	83	138	128	166
Krško	168	49	52	68	75	121
Brežice	165	48	48	62	66	111
Zagreb-Maksimir	121	65	46	42	57	90
Sisak	99	63	53	41	64	89
Slavonski Brod	96	45	35	48	55	83
Kraljevo	200	47	36	52	56	88
Kragujevac	175	43	33	55	59	92
Niš	195	38	31	34	50	77
Skopje	240	35	27	33	42	57
Strumica	262	49	84	51	35	48
Zadar	3	88	63	56	61	47
Pag	3	99	83	76	76	55
Crikvenica	2	125	92	68	79	76
Knin	240	91	77	56	76	86

Tabelle 2

Mittlere monatliche und

Ort	Seehöhe (m)	I	II	III	IV	V
Ljubljana	298	—1.4	0.4	4.7	9.3	13.8
Vrhnika	296	—1.1	0.1	4.6	9.5	14.3
Krško	168	—0.2	1.3	5.6	10.7	15.1
Brežice	165	—0.6	0.8	5.4	10.5	15.0
Zagreb-Maksimir	121	0.0	0.8	5.5	11.3	15.6
Sisak	99	0.3	1.5	5.9	11.2	15.7
Slavonski Brod	96	—0.5	1.0	6.2	11.8	16.3
Kraljevo	200	—0.3	0.4	5.8	11.4	16.1
Kragujevac	175	—0.2	0.7	5.8	11.5	16.3
Niš	195	—0.3	0.9	6.2	11.8	16.4
Skopje	240	0.5	1.8	6.9	12.4	17.0
Strumica	262	1.8	2.8	8.4	13.8	18.2
Zadar	3	7.0	6.9	9.1	13.0	17.4
Pag	3	7.5	7.0	9.5	13.6	18.2
Crikvenica	2	6.5	6.5	9.0	13.2	17.6
Knin	240	4.6	4.8	7.9	12.3	16.6

Niederschlagsmengen (mm)

VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahr
144	115	153	192	197	162	117	1618
147	117	158	204	212	201	126	1779
99	86	102	102	131	94	71	1050
106	88	102	100	138	86	75	1030
105	91	70	81	66	85	73	871
109	76	71	78	81	91	75	891
86	59	72	69	94	74	57	777
86	64	64	48	70	56	60	727
85	53	54	40	61	47	55	677
68	36	46	29	68	44	50	571
42	22	25	29	60	41	64	477
50	31	18	19	76	75	43	579
58	33	41	82	119	120	117	885
58	38	66	110	134	132	130	1057
77	76	65	113	156	159	133	1219
83	50	52	80	113	124	141	1029

jährliche Lufttemperatur (°C)

VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahr
17.8	19.7	18.6	15.0	9.9	5.5	—0.8	9.4
18.4	20.2	19.0	15.4	10.2	5.7	—0.5	9.6
18.8	21.0	19.9	16.1	10.8	6.6	0.6	10.5
18.9	21.1	19.7	15.9	10.6	6.4	0.1	10.3
19.0	20.6	20.0	16.1	10.7	5.6	2.2	10.6
19.2	21.0	20.4	16.4	11.0	6.0	2.5	10.9
19.9	22.2	21.0	17.3	11.8	7.4	0.8	11.3
19.8	21.9	20.6	16.8	12.0	7.5	0.8	11.1
20.1	22.4	21.0	17.3	12.4	8.0	1.2	11.4
20.3	22.9	21.7	18.2	13.1	8.2	1.2	11.7
21.5	24.5	23.3	19.1	13.3	8.0	1.8	12.5
22.6	25.3	24.3	20.5	15.0	9.4	2.9	13.8
21.2	23.8	23.3	20.0	15.4	11.2	9.0	14.8
22.0	24.8	24.3	21.1	15.9	11.6	9.2	15.4
21.5	23.8	23.3	19.9	14.8	10.7	8.8	14.6
20.5	23.0	22.7	18.9	13.6	9.0	6.5	13.4

Die Lufttemperatur ändert sich vom Nordwesten nach Südosten gleichfalls (Tabl. 2), aber in entgegengesetztem Sinne als die Niederschlagsmengen, d. h. die mittleren Temperaturen werden höher, z. B. 9,4 °C in Ljubljana (Jahresmittel), 13,8 °C in Strumica bzw. 15,4 °C auf der Insel Pag im kroatischen Küstenland.

In der Tabelle 3 sind die Temperaturwerte durch die thermalen Klimadezeichnungen nach GRAČANIN (1950) ersetzt. Der Tabelle ist zu entnehmen, bass im nordwestlichen Gebiet (Ljubljana-Vrhnika, Slowenien) drei Monate lang nivales Klima herrscht, d. h. dass die mittlere monatliche Lufttemperatur dort unter 0,5 °C liegt; fünf Monate sind warm, kein Monat ist heiss.

In Krško und Brežice, in Save-Tal an der Grenze zwischen Slowenien und Kroatien, herrschen schon wechselnde Temperaturverhältnisse, aber noch immer ist nur ein Monat (Juli) heiss.

So kommt man am Save-Tal entlang durch ein »Tor« (zwischen Zagrebačka gora und Samoborsko gorje) bis Zagreb, in ein Gebiet, das sich von dem vorgenannten insofern ziemlich klar unterscheide, als in ihm nur einen Monat lang nivales Klima herrscht, während zwei Monate sind heiss.

Noch weiter nach Südosten wird das Klima mit drei heissen Monaten wärmer, und im submediterranen Gebiet Mazedoniens gibt es sogar vier heisse Monate und keinen nivalen Monat. Im Jahresdurchschnitt ist das Klima hier warm, in den genannten anderen Gebieten mässig warm.

Im submediterranen Gebiet (im Küstenland) Kroatiens sind die Temperaturverhältnisse noch güngstiger. Kein Monat ist kalt (wichtiger Unterschied gegenüber den anderen Gebieten), vier Monate sind heiss, im Jahresdurchschnitt ist das Gebiet warm.

In der Tabelle 4 sind die Bezeichnungen der Klimahumidität auf Grund der monatlichen und jährlichen Regenfaktoren (nach GRAČANIN 1950) angegeben.

Das erste Gebiet in Slowenien hat ein perhumides Klima, nur ein Monat ist semihumid, kein Monat semiarid. Das wäre das *Molinion*-Gebiet.

Nach Südosten hin geht das Klima allmählich vom perhumiden in das humide über (Krško und Brežice). Bei Zagreb kommt es zu einem grösseren Sprung, der wahrscheinlich durch das erwähnte »Tor« bei der Zagrebačka Gora und Samoborska gora verursacht wird. Das Klima im Jahresdurchschnitt ist humid/semihumid, kein Monat vom März bis Oktober ist perhumid, drei Monate (Juli, August und September) sind sogar semiarid. Hier trocknet der schwere Boden im Sommer sehr stark.

Das ist das *Deschampsion*-Gebiet, das nach Osten, wie gesagt, ungefähr bis zum Fluss Orljava reicht, wo man, wieder durch ein »Tor« zwischen der Požeška gora (616 m) im Norden und dem Motajica Gebirge (652 m) im Süden, in das semihude bis semiaride *Trifolion pallidi*-Gebiet kommt. Schon vom

°C
Molinion coeruleae
Ljubljana (298)
[16]
9,4° 1618 mm
30
20
10
-4,2
-25,6
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII
Deschampsion caespitosae
Zagreb (121)
[13]
10,6° 871 mm
-4,4
-27,3
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII
Trifolion pallidi
Kraljevo (200)
[16]
11,1° 727 mm
-4,3
-25,4
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII
mm
200
100
80 (120)
60 (90)
40 (60)
20 (30)

Molinio - Hordeion secalini
°C
Knin (240)
[13]
13,4° 1029 mm
30
20
10
0,3
-18,4
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII
Trifolion resupinati
-3,4
-23,9
Skopje (240)
[16]
12,5° 477 mm
mm
100
80
60 (90)
40 (60)
20 (30)
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII

Abb. 2

April an ist das Klima semiarid, zwei oder sogar drei Sommermonate sind arid.

Weiter in südlicher Richtung erstreckt sich arides, *Trifolion resupinati*-Gebiet, in dem vier bis sechs Monate arid sind.

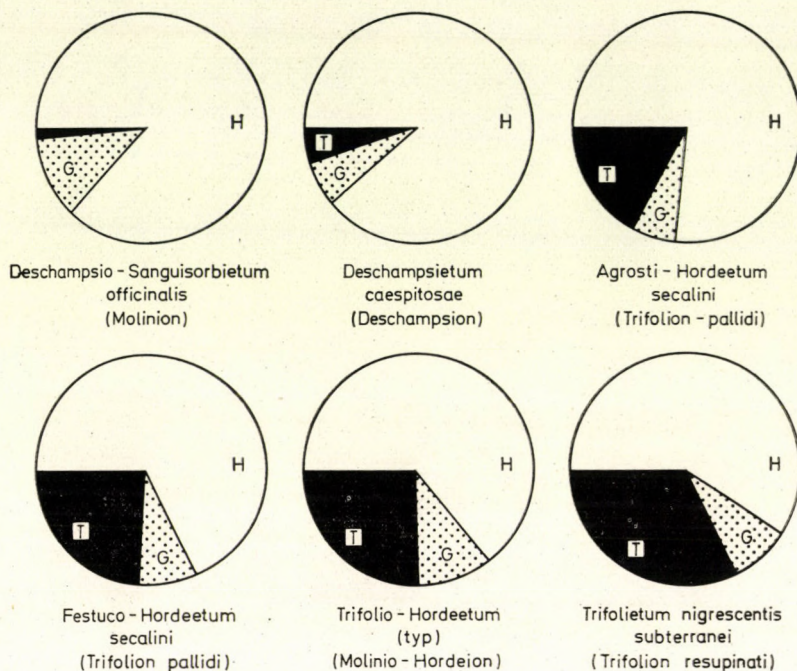



Abb. 3

Im Küstenland Kroatiens im *Molinio-Hordeion*-Gebiet ist das Klima feuchter, semihumid bis semiarid wie im *Trifolion pallidi*-Gebiet, aber mit günstigeren Temperaturverhältnissen.

Die wichtigsten klimatischen Unterschiede zwischen den besprochenen Vegetationsgebieten sind anschaulich aus den Klimadiagrammen nach WALTER (1955) zu ersehen (Abb. 2).

Lebensformenspektren

Neben den angegebenen klimatischen Unterschieden, die mit einem parallelen Wechsel in der floristischen Zusammensetzung der Vegetation einhergehen, kann eine weitere Gesetzlichkeit hervorgehoben werden, die sich in den Lebensformenspektren spiegelt (Abb.3).

Die Zahl der Hemikryptophyten geht von rund 90% im *Deschampsio-Sanguisorbetum* I-ić Mscr. (*Molinion*) auf nur 59% im *Trifolietum nigrescentis-subterranei* (*Trifolion resupinati*) zurück.

Umgekehrt wächst parallel mit der Erhöhung des Trockengrades des Klimas die Zahl der Therophyten von 1,3% im *Deschampsio-Sanguisorbetum-* auf rund 32% im *Trifolietum nigrescentis-subterranei*. Die grosse Wichtigkeit der Therophyten im *Trifolion resupinati*-Gebiet käme noch besser zum Ausdruck, wenn die Mengenverhältnisse in Betracht gezogen würden.

Schlussfolgerung

Die dargestellten Vegetations- und Klimaverhältnisse zeigen eine gute Übereinstimmung zwischen der Verbreitung der Wiesengesellschaften und dem Klima der betreffenden Niederungsgebiete Jugoslawiens.

Im nordwestlichen perhumiden, mässig warmen Gebiet sind *Molinion*-Gesellschaften verbreitet, die wie der ganze Vegetationskomplex mitteleuropäischen Charakter tragen.

Nach Südosten hin in der Saveniederung wird das Klima wärmer, humid bis semihumid. Die in der kalten Jahreszeit oft unter Wasser liegenden, schweren, undurchlässigen Böden, auf denen das *Molinion* von *Deschampsion*-Wiesen abgelöst werden, trocknen im Sommer stark aus.

Semihumides bis semiarides, mässig warmes Klima ist für das *Trifolion pallidi*-Gebiet charakteristisch.

Das *Trifolion resupinati*-Gebiet ist durch semiarides bis arides, warmes Klima, das *Molinio-Hordeion secalini*-Gebiet durch warmes und semihumides Klima gekennzeichnet.

Hier haben wir uur die Niederungsgebiete (bzw. die unterste Vegetationsstufe) in der Richtung Nordwest-Südost in Betracht gezogen, in denen die angegebenen Gesetzmässigkeiten am klarsten zum Vorschein kommen. Es ist aber klar, dass Klima- und Vegetationsgefälle auch auf anderen Vegetationsstufen und in anderen Richtungen bestehen.

Als ein Beispiel hierfür ist das Una-Tal zu nennen, wo man den Vegetations- und Klima-Wechsel in der Richtung Süd-Nord (oder umgekehrt) auf kürzestem Weg vom *Molinio-Hordeion secalini*-Gebiet im Küstenland bis zum *Deschampsion*- und *Trifolion pallidi*-Gebiet in Nordkroatien studieren kann.

Es sei aber betont, dass die Verhältnisse im gebirgigen Gelände mit Erhebungen verschiedener Höhe und Richtung weit komplizierter sind z. B. die Vegetationsverhältnisse in den Karstpoljen, die in verschiedenen Entfernungen vom Meer und in verschiedenen Höhen liegen.

Tabelle 3

Thermale Klimabezeichnung

Gebiet	Ort	Seehöhe (m)	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahr
Molinion coeruleae	Ljubljana	298	n	n	mk	mw	w	w	w	w	w	mw	mk	n	mw
	Vrhnika	296	n	n	mk	mw	w	w	w/h	w	w	mw	mk	n	mw
	Krško	168	n	k	mk	mw	w	w	h	w	w	mw	mk	k	mw
	Brežice	165	n	k	mk	mw	w	w	h	w	w	mw	mk	n	mw
Deschampsion caespitosae	Zagreb-Maksimir	121	n	k	mk	mw	w	w	h	h	w	mw	mk	k	mw
	Sisak	99	n	k	mk	mw	w	w	h	h	w	mw	mk	k	mw
Trifolion pallidi	Slavonski Brod	96	n	k	mk	mw	w	w/h	h	h	w	mw	mk	k	mw
	Kraljevo	200	n	n/k	mk	mw	w	w/h	h	h	w	w	mw	k	mw
	Kragujevac	175	n	k	mk	mw	w	h	h	h	w	w	mw	k	mw
	Niš	195	n	k	mk	mw	w	h	h	h	w	w	mw	k	mw
Trifolion resupinati	Skopje	240	n/k	k	mk	w	w	h	h	h	w/h	w	w/mw	k	w
	Strumica	262	k	k	mw	w	w	h	h	h	h	w	mw	k	w
Molinio-Hordeion secalini	Zadar	3	mk	mk	mw	w	w	h	h	h	h	w	mw	mw	w
	Pag	3	mk	mk	mw	w	w	h	h	h	h	w	mw	mw	w
	Crikvenica	2	mk	mk	mw	w	w	h	h	h	w/h	w	mw	mw	w
	Knin	240	mk	mk	mw	w	w	h	h	h	w	w	mw	mk	w

Klima	Mitteltemperatur (°C)
h—heisses	>20
w—warmes	12—20
mw —mässig warmes	8—12
mk—mässig kaltes	4—8
k—kaltes	0.5—4
n—nivales	<0.5

Tabelle 4

Bezeichnungen der Klimahumidität

Gebiet	Ort	Seehöhe (m)	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Jahr
Molinion coeruleae	Ljubljana	298	ph	h	h	h	sh	h	h	ph	ph
	Vrhnika	296	ph	ph	h	h	sh	h	h	ph	ph
	Krško	168	h	h	h	sh	sa	sh	sh	h	h
	Brežice	165	h	sh	h	sh	sa	sh	sh	h	h
Deschampsion caespitosae	Zagreb-Maksimir	121	h	sh	sh	sh	sa	sa	sa	h	h/sh
	Sisak	99	h	sh	sh	sh	sa	sa	sa	h	h/sh
Trifolion pallidi	Slavonski Brod	96	h	sa	sa	sa	a	a/sa	sa	h	sh
	Kraljevo	200	h	sa	sa	sa	a	a	a	sh	sh
	Kragujevac	175	h	sa	sa	sa	a	a	a	sa	sa
	Niš	195	sh	sa	sa	a	a	a	a	sa	sa
Trifolion resupinati	Skopje	240	sa	sa	sa	a	a	a	a	sa	a
	Strumica	262	sa/sh	a	a	a	a	a	a	sa/sh	sa/a
Molinio-Hordeion secalini	Zadar	3	sh	sa	a	a	a	a	sa	h	sa
	Pag	3	h	sh	a	a	a	a	sh	h	sh
	Crikvenica	2	h	sh	sa	sa	a	a	sh	h	sh
	Knin	240	h	sh	sa	sa	a	a	sh	h	sh

Klima		Regenfaktor Monatlicher	Regenfaktor Jährlicher
ph — perhumides	=	>13.3	>160
h — humides	=	6.6—13.3	80—160
sh — semihumides	=	5.0— 6.6	60— 80
s — semiarides	=	3.3— 5.0	40— 60
a — arides	=	< 3.3	< 40

Die dargestellten Gesetzlichkeiten können aber zum besseren Verständnis auch dieser auf den ersten Blick sehr komplizierten Vegetationsverhältnisse beitragen.

LITERATUR

1. Balátová-Tuláčková, E. (1965): Cnidion venosi, ein neuer Molinietalia-Verband. Biologia, Bratislava **20,** 294—296.
2. Balátová-Tuláčková, E. (1969): Zur Kenntnis des tschechoslowakischen Serratulo-Plantaginetum altissimae Ilijanić 1967. Acta Bot. Croat. **28,** 31—38.
3. Cincović, T. (1959): Livadska vegetacija u rečnim dolinama zapadne Srbije. Zbornik radova Poljopriv. fak. Univ. u Beogradu, **7,** (272), 1—62.
4. Danon, J. (1962): Fitocenoloska ispitivanja livada tipa Brometo-Cynosuretum cristati u okolini Krivog Vira. Arhiv. biol. nauka Beograd **14,** 1—6.
5. Gaži-Baskova, V. (1963): Zajednica beskoljenko Molinio-Lathyretum pannonici u Lici i Krbavi. Agron. glasn. Zagreb, **3,** 165—179.
6. Gaži-Baskova, V. (1964): Prilog poznavanju dolinskih livada Hrvatske. Biol. glasn. Zagreb **17,** 33—40.
7. Gračanin, M. (1950): Monthly rain-factors and their significance for pedological investigations. Poljopriv. znanstv. smotra Zagreb **12,** 51—67.
8. Hidrometeorološka služba FNR Jugoslavije (1952): Contribution à la connaissance du Climat de Yougoslavie. 1. Température, vent et nébulosité en Yougoslavie. Resultats des observations pour la période 1925—1940, Beograd.
9. Hidrometeorološka služba FNR Jugoslavije (1957): Contributions à la connaissance du climat de Yougoslavie. 2. Precipitations en Yougoslavie. Resultats des observations pour la période 1925—1940, Beograd.
10. Hidrometeorološki zavod SR Hrvatske (1971): Grada za klimu Hrvatske. 5: Klimatski podaci SR Hrvatske, Zagreb.
11. Horvatić, S. (1930): Soziologische Einheiten der Niederungswiesen in Kroatien und Slawonien. Acta bot. Zagreb **5,** 57—118.
12. Horvatić, S. (1934): Flora i vegetacija otoka Paga. Prir. istraživ. JAZU, Zagreb **19,** 116—372.
13. Horvatić, S. (1939): Splošna primerjava vegetacije nižinskih travnikov Slovenije zono Hrvatske in Slavonije. Zbor. Prir. društva, Ljubljana **1,** 40—43.
14. Horvatić, S. (1958): Geographisch-tpyologische Gliederung der Niederungs-Wiesen und -Weiden Kroatiens. Angew. Pflanzensoz. Stolzenau/Weser **15,** 63—73.
15. Horvatić, S. (1963): Vegetacijska karta otoka Paga s općim pregledom vegetacijskih jedinica Hrvatskog primorja. Prirodoslov. istraž. JAZU, Zagreb **33.**
16. Horvatić, S.—Gaži, V.—Trinajstić, I. (1968): Prilog poznavanju vegetacije vlažnih livada sjeverne Dalmacije. Acta Bot. Croat. **26/27,** 181—190.
17. Ilijanić, Lj. (1957): Ekološko-fitocenološka istraživanja livada u Hrvatskoj. Acta Bot. Croat. **16,** 109—112.
18. Ilijanić, Lj. (1963): Typologisch-geographische Gliederung der Niederungswiesen Nordkroatiens im klimatischen Zusammenhang. Acta Bot. Croat. **22,** 119—132.
19. Ilijanić, Lj. (1966): Zur Frage der pflanzengeographischen Stellung Ostkroatiens. Angew. Pflanzensoz. **18/19,** 177—183.
20. Ilijanć, Lj, (1968): Die Ordnung Molinietalia in der Vegetation Nordostcroatiens, Acta Bot. Croat **26/27** 161—180.
21. Ilijanić, Lj. (1969): Das Trifolion pallidi, ein neuer Verband der Ordnung Trifolio-Hordeetalia H-ić. Acta Bot. Croat. **28,** 151—160.
22. Jovanović, R. (1957): Tipovi dolinskih livada Jasenice. Arhiv biol. nauka Beograd **9,** 1—14.
23. Jovanović-Dunjić, R. (1965): Tipologija, ekologija i dinamika močvarne i livadske vegetacije u dolini Velike Morave (doktorska disertacija). Beograd.
24. Koch, W. (1926): Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. Jahr. St. Gall. Naturwiss. Ges. **61,** 1—144.
25. Micevski, K. (1957): Typologische Gliederung der Niederungswiesen- und Sumpf-Vegetation Mazedoniens. Folia Balc. Skopje **1,** 29—33.
26. Micevski, K. (1964): Tipološki istražuvanja na vegetacijata na nizinskite livadi vo Makedonija. God. Zborn. Prir.-mat. fak. Skopje **15,** 121—174.
27. Oberdorfer, E. et al. (1967): Systematische Übersicht der westdeutschen Phanerogamen- und Gefässkryptogamen-Gesellschaften. Schriftenreihe für Vegetationskunde, Bad Godesberg **2,** 7—62.

28. Ritter-Studnička, H. (1954): Flora i vegetacija livada kraških polja Bosne i Hercegovine. Godišnj. Biol. inst. Sarajevo **7**, 1/2,
29. Slavnić, Ž. (1948): Slatinska vegetacija Vojvodine. Arhiv za poljopriv. nauke Novi Sad, **3**, 1—80.
30. Soó, R. (1957): Systematische Übersicht der pannonischen Pflanzengesellschaften. Acta Bot. Acad. Scien. Hung. **3**, 317—373.
31. Soó, R. (1971): Aufzählung der Assoziationen der ungarischen Vegetation nach den neueren zönosystematisch-nomenklatorischen Ergebnissen. Acta Bot. Acad. Scient. Hung. **17**, 127—179.
32. Stjepanović-Veseličić, L. (1953): Vegetacija Deliblatske peščare. Beograd.
33. Walter, H. (1955): Die Klimadiagramme als Mittel zur Beurteilung der Klimaverhältnisse für ökologische, vegetationskundliche und landwirtschaftliche Zwecke. Ber. deutsch. bot. Ges. **66**, 331—334.
34. Zeidler, H. (1954): Das Alopecurion utriculati, ein neuer Verband balkanischer Wiesengesellschaften. Vegetatio **5/6**, 292—301.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 181—188 (1973)

NORMAL AND ABNORMAL STOMATAL DEVELOPMENT IN SOME BEGONIACEAE AND GESNERIACEAE

By

J. A. Inamdar, D. C. Bhatt and R. C. Patel

DEPARTMENT OF BOTANY, SARDAR PATEL UNIVERSITY, VALLAHH VYDIANAGAR GUJARAT, INDIA

(Received: January 1, 1973)

Ontogeny of normal and abnormal stomata in three species of *Begonia* and *Didymocarpus pygmaea* are presented. The mature stomata in the species of *Begonia* are anisocytic with 3—6 subsidiary cells in two rings, and in *Didymocarpus pygmaea* are anomocytic, diacytic, anisocytic, paracytic and transitional type. The aberrant types noticed are: persistent stomatal initial, single guard cell in relationship with normal stoma, single guard cell, arrested development, aborted guard cells, twin stomata, contiguous stomata and division of the guard cells. The ontogeny of the anomocytic type is haplocheilic or perigenous while that of the other types is syndetocheilic or mesogenous. The normal and abnormal stomata of *Didymocarpus pygmaea* do not resemble in all respects with those of species of *Begonia* investigated.

Introduction

According to Metcalfe and Chalk (1950) the stomata in the members of the family *Begoniaceae* are confined to the lower surface, anisocytic surrounded by 3—6 subsidiary cells, often arranged in two rings and those of *Gesneriaceae* are also anisocytic with 3 subsidiary cells smaller than those of the epidermis. They also pointed out that the stomata in the genus *Napanthus* are similar to those of *Begoniaceae*. Dehnel (1960, 1961) studied the response of stomata to wounding and abnormal stomatal development in the foliage leaves of *Begonia aridicaulis*. But for this, there is no other reference on the ontogenetic study of stomata either in the *Begoniaceae* or *Gesneriaceae*. The present paper, therefore, was undertaken to fill in this gap and to see wheter the stomata of *Gesneriaceae* are similar to those of *Begoniaceae* and show abnormal development like *Begonia aridicaulis*.

Material and methods

Material of *Begonia crenata* Dryand, *B. dregei* Otto & Diets was collected from public park, Bulsar (Gujarat State) and that of *B. picta* Sm. from Darjeeling (W. Bengal). *Didymocarpus pygmaea* Clarke (*Gesneriaceae*) groving on old walls at Pavagadh (Gujarat State) was collected.

Epidermal peels were taken from foliage leaves of fresh as well as fixed material (1:3 acetic-ethanol). Several camera lucida drawings were prepared and the microphotographs taken from peels stained with Delafield's haematoxylin.

Observations

Mature epidermis

The leaves of all three species of *Begonia* are hypostomatic while those of *Didymocarpus pygmaea* are amphistomatic. The epidermal cells are either polygonal, isodiametric or elongated and irregularly arranged. The thin anticlinal walls of the epidermis are either straight, arched or slightly sinuous in species of *Begonia* investigated and sinuous in *Didymocarpus pygmaea*. The epidermal cells also contain chloroplasts.

Mature stomata

In all the three species of *Begonia* the mature stomata are anisocytic surrounded by 3—6 subsidiary cells arranged in two rings (Figs 2—10). In *Didymocarpus pygmaea* the mature stomata are anomocytis, anisocytic, paracytic, diacytic and transitional between paracytic and diacytic (Fig. 31). The anisocytic stomata are surrounded by 2—4 subsidiary cells arranged in one ring only (Fig. 31). The paracytic stomata and the transitional ones are flanked by 2—4 subsidiary cells which are contiguous at both the poles (Fig. 31). Same thing is true of diacytic stomata (Figs 12, 31). Attraction of nuclei of adjacent cells by the guard cells has been observed in all the four plants (pl. I: A, B, C, Figs 1, 11, 13—15, 25—27). Abnormalities observed here are: (i) Single guard cells (Figs 21, 22; Pl. I: I), (ii) persistent stomatal initial (Fig. 26; Pl I. H), (iii) twin stomata variously oriented (Figs 3—7, 16), (iv) contiguous stomata (Pl. I: C, D), (v) aborted guard cells (Fig. 24). (vi) single guard cells in relationship with normal stomata (Figs 2, 10, Pl. I: F). (vii) arrested development (Fig. 8), and (viii) division of guard cells (Figs 17, 18; Pl. I: C.)

Development of stomata

In a young leaf, the epidermis shows polygonal, isodiametric or elongated and uninucleate cells (Figs 1, 11, 18). A lenticular meristemoid is cut off from an epidermal cell. The meristemoid can be very easily distinguished from the adjacent epidermal cells by its shape, smaller size and dense staining properties (Fig. 11).

Normal stomata: The ontogeny of different types of normal stomata is described as under:

1. Anomocytic stomata: the meristemoid directly becomes a guard mother cell without cutting off any subsidiary cells and divided by a straight wall to form a pair of guard cells (Fig. 11).

Figs 1—18 (×220). Camera lucida drawings of epidermal peels from abaxial surface: 1—7. *Begonia crenata:* 1. Developmental stages, note two meristemoids surrounded by four subsidiary cells (marked by arrow); 2. Anisocytic stomata and single guard cells in relationship with normal stoma; 3—7. Twin stomata variously oriented. 8. *Begonia picta* — Anisocytic stomata and arrested development (stippled); 9—18. *Begonia dregei* — Anisocytic stomata and single guard cell in relationship with normal stoma in Fig. 10 (11, 13. 18& 24x330, 12, 14—17x220)

2. Paracytic stomata: The meristemoid cuts of on either side 22—4 subsidiary cells which are contiguous at opposite poles (Figs 11, 17, 18). The guard mother cell then divides by a straight wall parallel to the subsidiary cells to form two equal guard cells (Figs 11, 17, 18).

3. Diacytic stomata: The ontogeny of diacytic stomata is similar to that of the paracytic type. The only difference is that the wall laid down in the guard mother cell is at right angles to the subsidiary cells (Figs 13, 14).

4. Transitional type: The development of this type resembles to that of the paracytic and the diacytic types except that the wall laid down in the guard mother cell is oblique and is neither straight and parallel not at right angles to the subsidiary cells (Fig. 18).

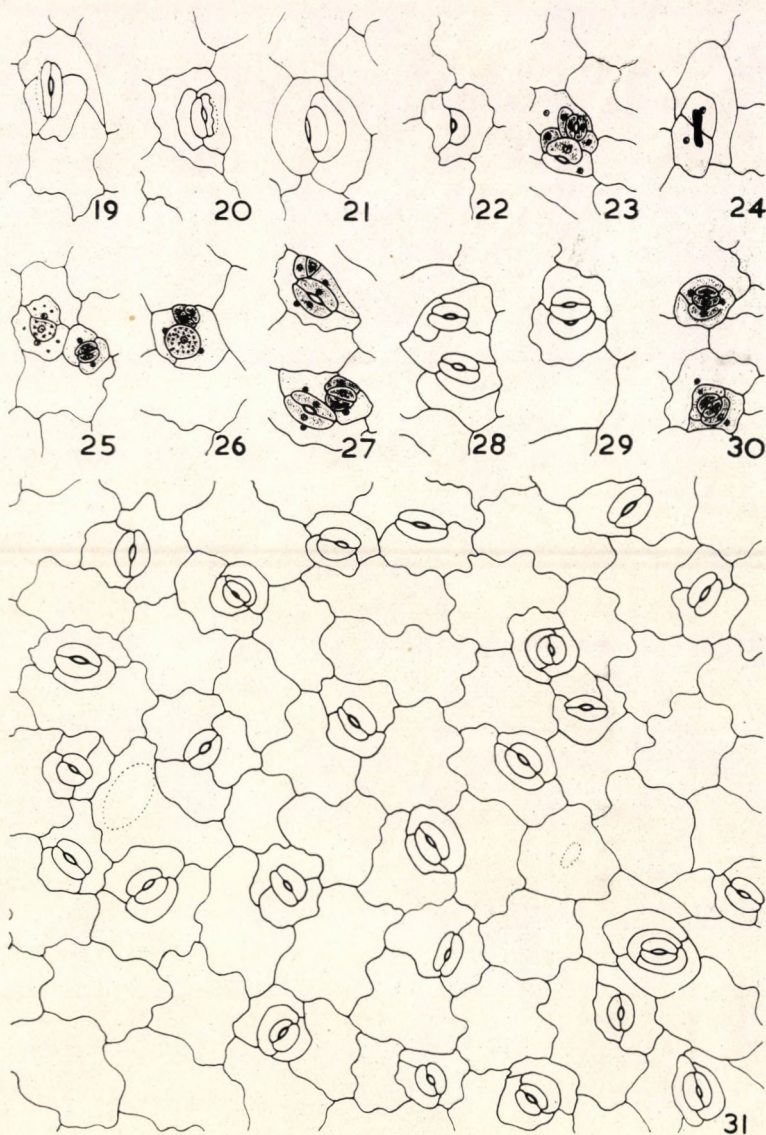
5. Anisocytic stomata: The meristemoid cuts off 3—6 subsidiary cells on its three sides in a spiral fashion like and apical cell (Figs 1, 11). The meristemoid then functions as a guard mother cell and divides by a straight wall to give rise to a pair of guard cells.

Abnormal stomata: The abnormalities described here are due to anomalies in their development. The different aberrant types are:

(1) Persistent stomatal initial: The meristemoid after giving rise to two subsidiary cells fails to divide, chloroplasts appear, increases in size, becomes persistent and assumes a spherical outline (Fig. 25). This persistent stomatal initial either occur solitary (Pl. I: H) or in relationship with a small stoma (Fig. 26). It has no differential thickening.

(2) Twin stomata: In the species *Begonia* studied, the two normal stomata lie in contact with each other within the subsidiary cells in various orientations (Figs 3—7, 16). Here, the meristemoid after cutting 3—6 subsidiary cells, it once again divide to give rise to two initials (Fig. 1), which then function as guard mother cells and form twin stomata. The twin stomata may be juxtaposed (Fig. 5), superimposed (Figs 3, 6, 16) or situated at right angles to each other (Fig. 7).

(3) Contiguous stomata: In the paracytic stomata of *Didymocarpus pygmaea* a peculiar feature has been observed. Here one of the subsidiary cells cuts of a triangular cell either at the pole (Figs 14—15; Pl. I: B) or on the side (Fig. 27) which may directly function as the guard mother cell or cuts of a single subsidiary cell and then function as a guard mother cell. The guard mother cell slightly increases in size, divides by a straight wall into two equal guard cells (Figs 26—27, pl. I: C—E). The resulting stoma may or may not become contiguous (Pl. I: C—E). In this pair of stomata the one resulting from the subsidiary cell is invariably smaller (miniature stoma) in size (Pl. I: D—E).

(4) Single guard cells: Single guard cell arise either directly from the meristemoid after the subsidiary cells are cut off (Pl. I: I) or as a

Figs 19—31. (11, 13, 18 & 24 ×330; 12, 14—17, 19—23, 25—31 ×220). Camera lucida drawings of epidermal peels from abaxial surface: 11—31. *Didymocarpus pygmaea:* 11. Developmental stages; 12. Development-diacytic stoma; 13. Diacytic stoma with 4 subsidiary cells: 14—15. Subsidiary cell of paracytic stoma giving rise to the guard mother cell at the pole; 16. Twin stomata; 17. Division of guard cell; 18. Development of paracytic and transitiona; stomata, note division of guard cells; 19—21. Stages showing degeneration of the guard cells; 22. Single guard cell with pore; 23. Single guard cell in relationship with normal stoma; 24. Diacytic stoma with aborted guard cell; 25. Formation of persistent stomatal initial; 26. Persistent stomatal initial in relationship with a small miniature stoma formed from a subsidiary cell; 27. Subsidiary cell of paracytic stomata giving rise to small stoma on the side; 28. Anisocytic and paracytic stoma with a common subsidiary cell; 29. Single guard cell with pore in relationship with normal stoma; 30. Paracytic stomata with 3—4 subsidiary cells (stippled) and single guard cell in relationship with normal stoma; 31. Anomocytic, anisocytic, paracytic, diacytic and transitional stomata

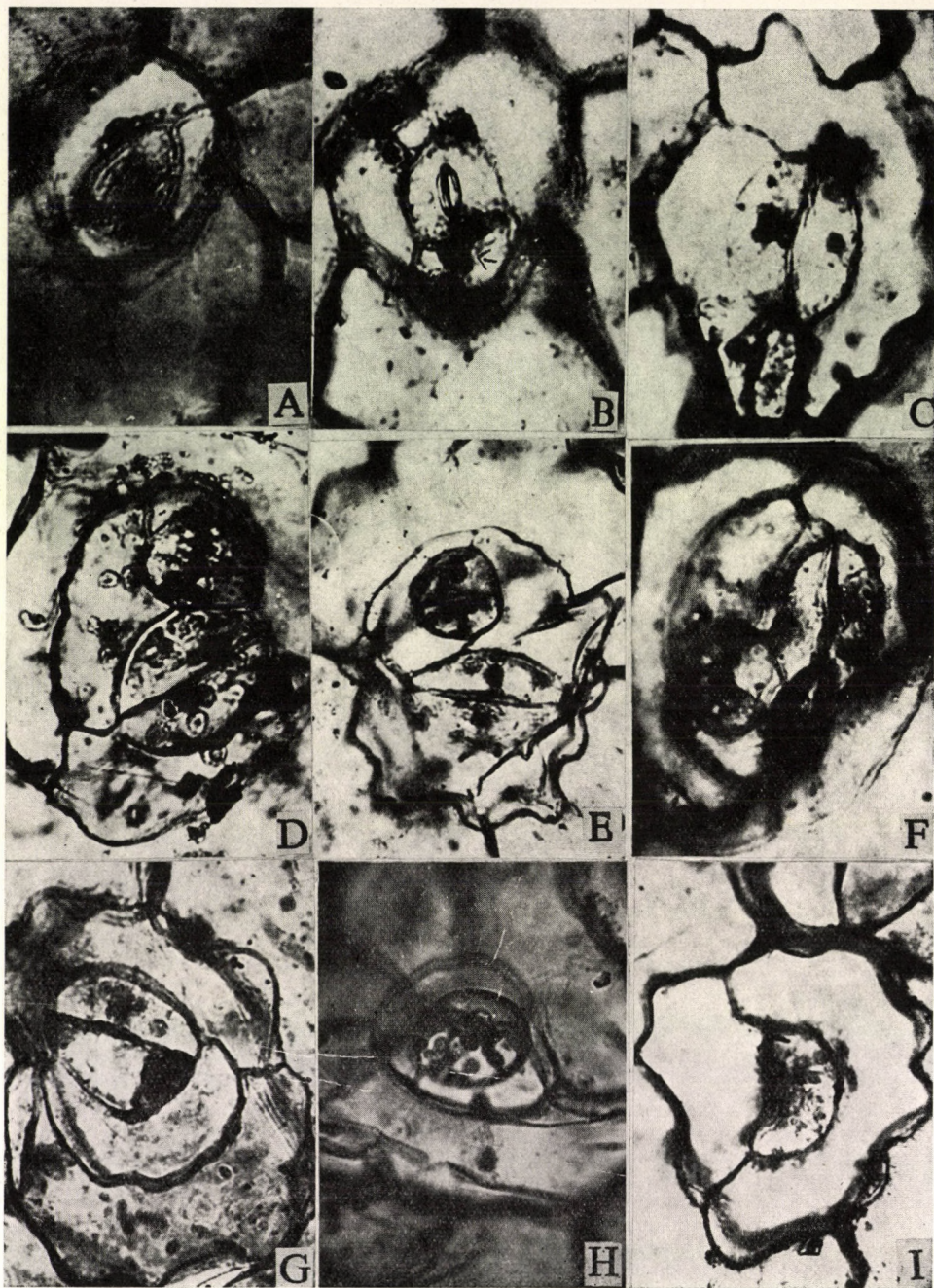



Plate 1. Didymocarpus pygmaea (A—I: A ×1400: B—I ×1200): A. Meristemoid showing unequal division giving rise to two intials (note attraction of nuclei of adjacent cells); B. Subsidiary cell of a paracytic stoma cutting off a meristemoid at the pole (marked by arrow); C—D. Development of small stomata contiguous to the normal ones at the pole and side respectively; E. Normal stoma (large) and an abnormal one formed from the subsidiary cell, but non contiguous; F. Single guard cell formed from subsidiary cell with normal stoma; G. Division of a guard cell; H. Persistent stomatal initial; I. Single guard cell

result of degeneration of one the of guard cells of a normal stoma (Figs 19—22).

(5) Stoma with aborted guard cells: Here the guard cells of a stoma degenerate and finally only a central thicking remains (Fig. 24).

(6) Arrested development: During ontogeny, the furthern development of stomata get arrested at any stage. Here, the nuclei degenerate and the stomatal cells become depleted off their cytoplasm (Fig. 8).

(7) Single guard cells in relationship with normal stomata:

This condition results due to degeneration of one of the guard cells of either twin of contiguous stoma (Pl. I: F.) or from two adjacently placed meristomoids, one of which is larger and the other is smaller (Pl. I: A). The larger develops into a normal stoma and the smaller into single guard cell.

(8) Division of guard cells: Either one or both the guard cells divide by a transverse ingrowing wall (Figs 17, 18. Pl. I: G).

The ontogeny of anomocytic type is haplocheilic (FLORIN, 1931, 1933) or perigenous (PANT, 1965) and that of the other types is syndetocheilic (FLORIN, 1931, 1933) or mesogenous (PANT, 1965).

Discussion

The development of normal and abnormal stomatal development in three species of *Begonia* and *Didymocarpus* are described. METCALFE and CHALK (195) pointed out that the stomata are anisocytic in both the members of the *Begoniaceae* and *Gesneriaceae* with 3—6 subsidiary cells in one or two rings. As regards the *Begoniaceae* our observation are in accordance with those of METCALFE and CHALK (1950) but as regards *Didymocarpus pygmaea* our observation are different from those of these authors. We have observed five types of stomata, viz. anomocytic, anisocytic, paracytic, diacytic and transitional between paracytic and anisocytic on the same surface of the leaf of *Didymocarpus pygmaea*. There are many reports on the occurrence of diverse types of stomata on the same surface of the leaf and it is unnecessary to cite specific references. Abnormal types noticed in *Didymocarpus pygmaea* are persistent stomatal initial, single guard cells, contiguous stomata, stomata which aborted guard cells, single guard cells in relationship with normal stomata and division of guard cells. The anomalies observed here are all naturally occurring.

DEHNEL (1961) reported abnormal types such as single guard cells, persistent stomatal initial, twin stomata, single guard cells in relation to normal stomata in the foliage leaves of *Begonia aridicaulis*. We have observed twin stomata, arrested development and single guard cells in

relation to normal stomata in all the three species of *Begonia*. According to DEHNEL (1961) the twin stomata result due to possible renewed of the subsidiary cell adjacent to a normal guard cell pair. We have observed that the meristemoid produces 3—6 subsidiary cells and then divides to give rise to two initials in the species of *Begonia* investigated. In other words, the meristemoid has got the capacity to retain its meristematic activity for a longer time by vertue of which it divides once again as pointed out earlier, to form two initials after cutting off the subsidiary cells and before functioning as a guard mother cell. The two initials then give rise to two stomata which are adjacently placed, almost similar in size and enclosed within the ring of 3—6 subsidiary cells.

As the adjacently placed stomata arise from two initials of a single meristemoid, we are inclined to call such stomatal pair as 'twin stomata'. These are different from contiguous stomata of *Didymocarpus pygmaea*. Here there is a marked difference in their size and also in their ontogeny. The larger stoma arise from the meristemoid and the smaller (miniature) one from the subsidiary cell and look like elder-younger sister pair. As regards the occurrence anisocytic stomata, persistent stomatal initial, single guard cells, the stomata of *Didymocarpus pygmaea* resemble the *Begoniaceae*. But as regards the occurrence of different types of stomata and formation of contiguous stomata it differs markedly from the *Begoniaceae*.

ACKNOWLEDGEMENTS

Our indebtness is due to Principal J. G. CHOHAN for encouragement and keen interest in our work.

REFERENCES

1. DEHNEL, G. S. (1960): Response of stomata to wounding. Bot. Gaz. **121,** 124—130.
2. DEHNEL, G. S. (1961): Abnormal stomatal development in the foliage leaves of Begonia aridicaulis. Amer. J. Bot. **48,** 129—133.
3. FLORIN, R. (1931): Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. I. Morphologie und Epidermis-Struktur der Assimilationsorgane bei den rezenten Koniferen. K. Svenska Vetenskap. Akad. Handl. **10,** 1—588.
4. FLORIN, R. (1933): Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales. Ibid. **12,** 1—134.
5. METCALFE, C. R. and CHALK, L. (1950): Anatomy of Dicotyledons. Vols 1 & 2, Oxford, England.
6. PANT, D. D. (1965): On the ontogeny of stomata and other homologous structures. Pl. Sci. Ser. Allahabad. **1,** 1—24.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 189—193 (1973)

MORPHOGENETIC RESPONSES OF CLUSTER BEAN PLANTS TO GROWTH REGULATORS

S. KATHJU and M. N. TEWARI

BOTANY DEPARTMENT, THE UNIVERSITY, JODHPUR, INDIA

(Received: January 1, 1973)

The general effects of plant growth regulators, cycocel, morphactin and gibberellic acid on crop plant *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub are described. Gibberellic acid increased the petiole and internode elongation. Cycocel retarded the internode elongation and leaf area. Morphactin not only caused a severe inhibition of internode and petiole elongation but also caused the leaf-lets to fuse to give simple leaves of varying appearances in contrast to the compound leaves with three leaf-lets bor neby the control plants.

Introduction

A large number of chemicals have been synthesised in the last two decades which are known to regulate growth and development of plants. Among these are quaternary ammonium compounds (TOLBERT, 1960) and fluorene-9-carboxylic acid (SCHNEIDER, 1964). The quaternary ammonium compounds cause severe retardation of stem elongation therefore they are also known as "growth retardants" (CATHEY, 1964). The fluorene-9-carboxylic acid and their derivatives affect morphogenesis of plants thus being designated as "morphactins" (SCHNEIDER, 1970).

The present study deals with some morphological responses of *Cyamopsis tetragonoloba* (L) Taub to (2-chloroethyl)-trimethylammonium chloride (cycocel or CCC), methyl-2-chloro-9-hydroxyfluorene-(9)-carboxylace (morphactin) and gibberellic acid (GA_3).

Materials and methods

The seeds of *Cyamopsis tetragonoloba* were sown in five rows in plots of 2 × 1 meter having ordinary garden soil. The distance between rows being 25 cm and within rows the seeds were sown at a distance of 10 cms. Three plots comprised a single treatment. At the two leaf stage the growth regulators, cycocel (2.0 gm/lit), gibberellic acid (25 mg/lit) and morphactin (50 mg/lit), were sprayed with the help of a sprayer. Plants of the control plots were sprayed with the distilled water. Data on the length of internode, petiole and leaf area were recorded from ten plants of each plot, two plants of each row were selected at random, after 75 days of sowing.

Results and discussion

The plants sprayed with gibberellin were found to be taller having thin stem and pale green foliage than the control plants. Gibberellic acid increased

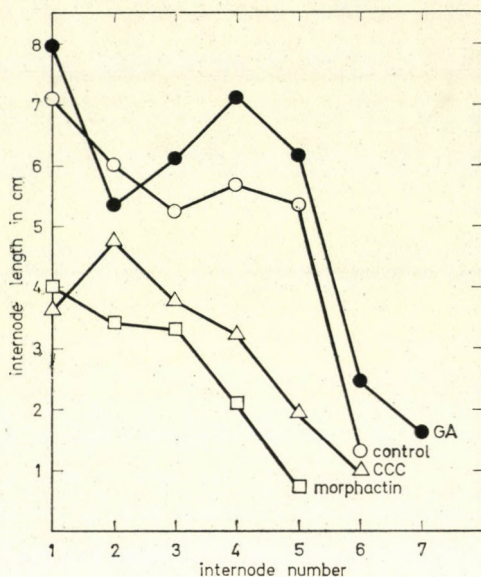



Fig. 1. Effect of growth regulators on the internode elongation

the elongation of upper internodes, the lower internodes remained unaffected (Fig. 1). Cycocel caused a drastic retardation in internode elongation irrespective of the position. This is in contrast to the potato plants where cycocel caused maximum retardation of lower internodes (HUMPHRIES and DYSON, 1967). In cotton the cycocel did not influence the lower most internodes but the elongation of upper internodes was retarded (BHATT and RAMANUJAM, 1970). WUNSCHE (1970) reported this differential action of cycocel on internode elongation due to the time of its application. The internodes of the cycocel treated plants were very thick. The number of nodes generally remained uninfluenced by cycocel treatment, though in certain plants there was a tendency of the reduction in the number of nodes in the treated plants. This is in contrast to cotton where cycocel caused a significant reduction in the node number (BHATT and RAMANUJAM, 1970). Morphactin, on the other hand, caused a reduction in the node number. In *Galium aparine* also morphactin caused an inhibition of nodes (SCHNEIDER, 1964). The internodes of the plants treated with morphactin were very short and thinner (Fig. 1).

Gibberellic acid did not cause increase in the elongation of the lowest two internodes, but the petioles at these nodes were longer than those of the

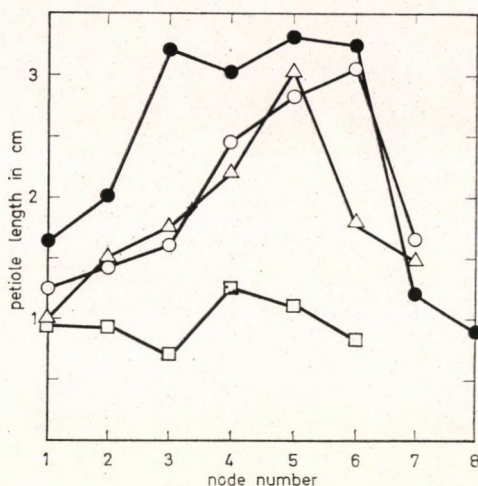



Fig. 2. Effect of growth regulators on the length of petioles. For abbreviations see fig. 1

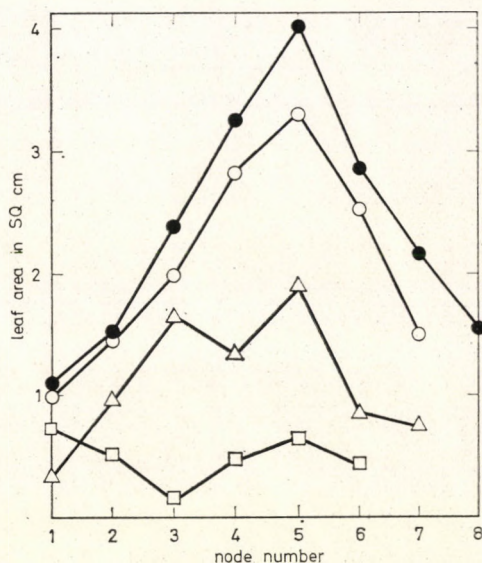



Fig. 3. Effect of growth regulators on the leaf area. For abbreviations see fig. 1

control plants. Gibberellic acid caused an increase in the elongation of petioles of the leaves at the middle nodes (Fig. 2). Petiole length was not influenced by cycocel treatment, but in cotton BHATT and NATHAN (1968) have observed a significant reduction in the petiole length. Morphactin did inhibit the elongation of petioles.

Cluster bean plants bear compound leaves with three leaf-lets. With the ageing leaves of the lower nodes shed off their leaf-lets and appear simple in general appearance. In control plants at the seven node stage, leaves at the lower three nodes had only one leaf-let, while at upper four nodes each leaf possessed three leaf-lets. Gibberellic acid caused only a slight increase in the

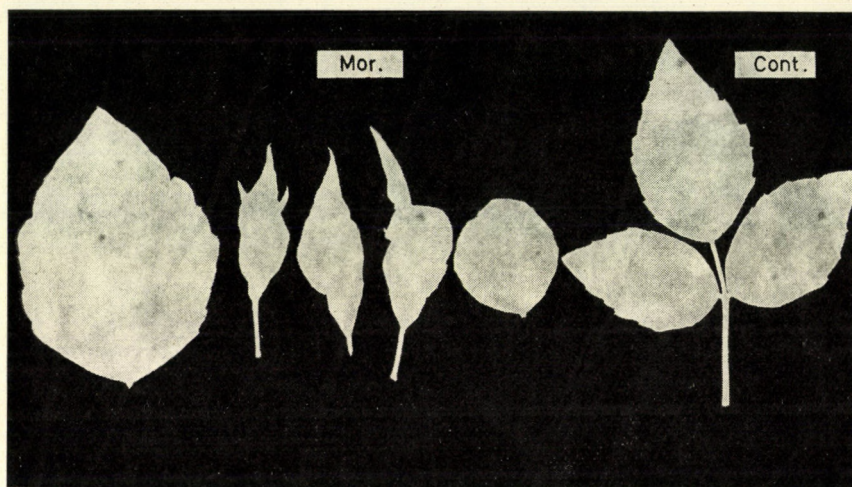



Fig. 4. The range of anomalies in the shape of leaves in morphactin treated plants. The leaf at the extreme right is that of control plant

leaf area (Fig. 3). FELIPPE (1969) has also obtained similar results in bean leaves. But cycocel treatment caused very significant reduction in the leaf area. In potato (HUMPHRIES and DYSON, 1967), wheats (Wunsche, 1970) and bean (FELIPPE, 1969 cycocel caused decrease of leaf area. But in white mustard HUMPHRIES (1963) has observed an increase in the total leaf area due to the cycocel treatment. Morphactin caused a reduction in the leaf number. Plants treated with morphactin showed various anomalies in the shape of leaves. The morphactin treated plants possessed leaves with only one leaf-let of varying shapes resembling simple leaves (Fig. 4). In some of the plants there was a tendency to develop leaves with three leaf-lets, but only at the upper most nodes. In *Bryophyllum tubliflorum* also *Nanda* et al. (1970) have also observed fusion of leaves giving various shapes. The other growth regulators tried, did not influence the number of leaf-lets. Morphactin severely reduced the leaf area on all the nodes (Fig. 3). In *Solanum tuberosum* also HUMPHRIES and PETHIYAGODA (1969) have reported reduction in total leaf area. According to SCHNEIDER (1970) this reduced leaf area results in the reduction of transpiration rate.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Dr. GERHART SCHNEIDER for the gift of morphactin and to Cyanamid India Ltd. for cycocel. The financial assistance from C.S.I.R. is gratefully acknowledged.

REFERENCES

1. BHATT, J. G.—NATHAN, A. R. S. (1968): Effect of cycocel, phosphon and B-nine on growth and yield of cotton. Indian Jour. Plant Physiol. **11,** 226—230.
2. BHATT, J. G.—RAMANUJAM, T. (1970): Effect of cycocel on yield, chlorophyll content and fibre properties of lint of MCU cottons. Indian Jour. Plant Physiol. **13,** 180—184.
3. CATHEY, H. M. (1964): Physiology of growth retarding chemicals. Ann. Rev. Plant Physiol. **15,** 271—302.
4. FELIPPE, G. M. (1969): Effects of growth retardant CCC on growth of stem and roots of Phaseolus vulgaris. Phyton **26,** 3—15.
5. HUMPHRIES, E. C. (1963): Effects of (2-chloroethyl)trimethylammonium chloride on plant growth, leaf area and net assimilation rate. Ann. Bot. **27,** 517—532.
6. HUMPHRIES, E. C.—DYSON, P. W. (1967): Effects of growthregulators, CCC and B-9 on some potato varieties. Ann. Appl. Biol. **60,** 333—341.
7. HUMPHRIES, E. C.—PETHIYAGODA, U. (1969): Ber. Deut. Bot. Ges., Vortr. Gesamtgeb. Bot., N. F. **3,** 139—148.
8. NANDA, K. K.—PUROHIT, A. N.—KAURA, N. (1970): Effect of morphactin, gibberellic acid and auxin on growth and development of Bryophyllum tubiflorum. Physiol. Plant. **23,** 591—598.
9. SCHNEIDER, G. (1964): Eine neue Gruppe von synthetischen Pflanzenwachstumsregulatoren. Naturwissenschaften **51,** 416—417.
10. SCHNEIDER, G. (1970): Morphactins: Physiology and performance. Ann. Rev. Plant Physiol. **21,** 499—536.
11. TOLBERT, N. E. (1960): (2-chloroethyl)trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances I. Chemical structure and bioassay. Jour. Biol. Chem. **235,** 475—479.
12. WUNSCHE, U. (1970): Influence of (2-chloroethyl)trimethylammonium chloride (CCC) on two swedish wheat varieties. Vaxtodling **25,** 1.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 195—199 (1973)

DEUX PHLEGMARIURUS (LYCOPODIACEAE) NOUVEAUXÏ DU ZAÏRE

Par

A. LAWALRÉE

JARDIN BOTANIQUE NATIONAL DE BELGIQUE, BRUXELLES

(Reçu: le 1er Janvier, 1973)

The study is a description of two new *Phlegmariurus* species from the central forest district of Zaïre (formerly the Belgian Congo). The two species of the genus, recently separated from *Lycopodium*, are *Ph. sooianus* (*L. phlegmaria* auct. e territorio) and *Ph. tournayanus* Lawalrée.

On a confondu plusieurs espèces sous le nom *Lycopodium phlegmaria* L., dont le type est asiatique («Habitat in Malabaria, Zeylona»). Notamment, on lui a rapporté diverses plantes africaines dont peut-être aucune ne lui est réellement conspécifique. Ce groupe a par ailleurs été récemment séparé de *Lycopodium* L. ou d'*Huperzia* Bernh. (= *Urostachys* Hert.) comme genre autonome *Phlegmariurus* par J. HOLUB (Preslia, **36**: 21, 1964).

Voici deux espèces nouvelles du Zaïre, aux caractères morphologiques, géographiques et écologiques bien tranchés. Le nom donné à la première m'associe aux nombreux botanistes qui fêtent leur célèbre confrère hongrois. Tous les systématiciens connaissent les mérites de REZSŐ SOÓ. Ce dernier, parmi d'autre travaux, a reclassé les *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*). Dans ce genre, certaine combination unit des parrainages de Soó et de ROLAND TOURNAY, cet ami que, le 16 décembre 1972, la mort a enlevé au monde botanique belge. TOURNAY était la serviabilité faite botaniste: la seconde des espèces décrites ci-dessous commémorera son nom.

1. **Phlegmariurus sooianus** Lawalrée sp. nov. — Holotypus: EVRARD 3580 (BR.) *Lycopodium phlegmaria* Auct. non. L.: De Wildeman, Mission Laurent: **16** (1905): DE WILDEMAN, Ann. Musée Congo, Bot., ser. V, **3**: 41(1909).

Planta epiphytica. Caules usque ad 40—60 cm longi, basi sat crassi et usque 5—6 mm lati, vulgo penduli. Folia 10 (12)×4 (5) mm attingentia, ovata, basi acuta, integra, subcoriacea, patula et cauli circa perpendicularia, nervo mediano distincto. Spicae apicales, circa 15 cm×1—2 mm, dichotomae vel bis dichotomae; sporophylla sporangiis aequilonga vel vix longiora, ovato-subrotundata, apice obtusa vel subacuta, inferiora abrupte et valde a foliis diversa.

District forestier central: Coquilhatville, dans l'Abir, 1903, BIÉLER s.n. (BR); Coquilhatville, sur palmiers, 1925, JESPERSEN 301 (BR); Eala, alt.

HERBARIUM HORTI BOTANICI BRUXELLENSIS
(BELGIUM)
Phlegmariurus sooianus
Lawalrée sp. nov.
holotypus!

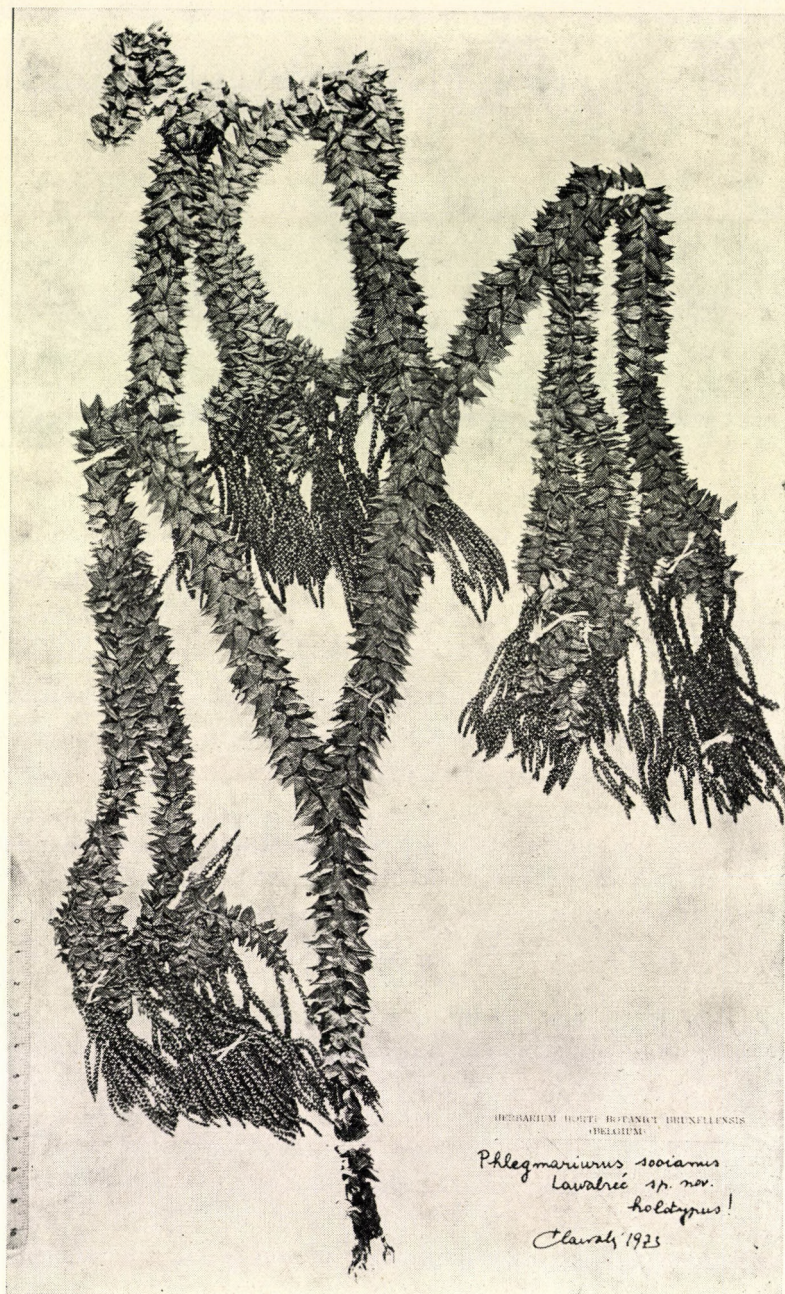



Fig. 1

370 m, épiphyte sur stipe d'*Elaeis*, 1936, LOUIS 2019 (BR, BPU); id., alt. 330 m, palmeraie, épiphyte sur palmier vers 4 m de haut, 1943, GERMAIN 1715 (BR); id., palmeraie, épiphyte sur *Elaeis* vers 3 m 50, GERMAIN 1868 (BR); environs d'Eala, HULSTAERT 1061 (BR); rivière Maringa à Yala, 1906, BRUNEEL s. n. (BR, BPU); Boendu sur la Maringa, épiphyte sur palmier, 1938, DUBOIS 939 (BR, BPU, K, P); Bikoro, lac Tumba, plantation cacao, épiphyte sur un *Elaeis* vers 2 m 50, en touffe pendante, J. LÉONARD 718 (BR, P); Bekondji-Boenga, territoire de Bolomba, palmeraie, épiphyte pendant sur stipe d'*Elaeis*, 1958, EVRARD 3580 (holotypus BR); rivière Tshuapa en amont de Boende, forêt rarement inondée, épiphyte pendant de 40 cm de long, 1958, EVRARD 3892 (BR, BPU).

A l'exception du dernier, tous les spécimens cités ont été récoltés dans des plantations, sur des troncs d'*Elaeis*, qui constituent une niche écologique particulière pour les épiphytes. Peut-être *P. sooianus* est-il un apophyte qui s'est répandu grâce à l'installation des palmeraies.

2. **Phlegmariurus tournayanus** Lawalrée sp. nov. — Holotypus: LOUIS 4012 (BR.) *Lycopodium phlegmaria* Auct. non L.: DE WILDEMAN, Ann. Musée Congo, Bot., ser. V, 2: 116 (1907); BONAPARTE, Notes Ptéridologiques, 14: 352 (1923); DE WILDEMAN, Plantae Bequaertianae 2: 190 (1923).

Planta epiphytica. Caules usque ad 60 (—100) cm longi, basi 4—5 mm crassi, brunnei. Folia usque ad 15×3 mm, anguste ovata, basi rotundata, apice acuta, integra, subcoriacea, patula et cum caule angulum 75—90° efficientia, saepe torta, nervo mediano distincto. Spicae apicales, usque ad 40 cm $\times$ 3,5 mm, dichotomae ad ter dichotomae; sporophylla sporangiis paulo longiora, rhomboidea, apice subacuta, inferiora saepe aliis longiora et ad folia vegetativa superiora transientia.

District forestier central: Patambalu, transition entre forêt sempervirente et forêt semi-décidue de terre ferme, épiphyte pendant sur troncs et rameaux de vieux arbres, prélevé sur rameaux d'un *Entandrophragma* sp. parmi d'autres épiphytes, 1957, TAILFER 47 (BR, BPU); Ebabaka, épiphyte sur un grand *Entandrophragma*, avec des fougères et des orchidées, 1941, FLAMIGNI 6088 (BR); Injolo, plante longue au maximum de 1 m, pendante dans les fortes branches d'un arbre en marais, 1905, M. LAURENT 1549 (BR, K); route Djolu-Befori, au km 25, forêt à *Gilbertiodendron*, épiphyte sur *Gilbertiodendron*, port tombant, 1959, EVRARD 5772 (BR); Yangambi, à 10 km au N de la localité, alt. 470 m, forêt primitive de plateau, épiphyte dans la cime d'un très gros *Lifula*, feuilles très brillantes, raides, 1936, LOUIS 2660 (BR); id., réserve de l'Isalowe, plateau de la Lusambila, alt. 470 m, forêt primitive ombrophile sèche, épiphyte dans la cime d'un énorme *Parinari ealaense* De Wildeman, plante pendante atteignant plus de 1 m de long, feuilles coriaces, dures, tordues, 1937, LOUIS 4012 (holotypus BR, P); id, à 8 km au N du fleuve, plateau de la Luweo, alt. 470 m lourde, forêt primitive ombrophile, lycopode

Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo Belge
HERBIER Dr Jean LOUIS
No. 4012.
Date 30 mai 1937.
Localité Yangambi, Réserve-flore-Isalowe, plateau de la Lusambila.
Altitude Environ 470 m.
Formation Forêt primitive ombrophile sèche.
Noms vernaculaires " LILELE ".
Observations
Epiphyte dans la cime d'un énorme Parinari ealaense De Wild.
Plante herbacée ramifiée et pendante, atteignant plus de 1 mètre de long. Petites feuilles lancéolées, sessiles, coriaces, dures, tordues.
Famille LYCOPODIACEAE.
Nom botanique Lycopodium
Determinavit
TYPUS
HERBARIUM HORTI BOTANICI NATIONALIS (BELGIUM)
Phlegmariurus tournayanus Lawalrée sp. nov. holotypus!
1973

Fig. 2

épiphyte mésophile au tiers médian de la cime d'un gros *Lifula* (*Entandrophragma*), longuement pendant, fixé dans le feutrage humifère des racines d'orchidées ou en association avec des fougères, 1937, LOUIS 6010 (BR); entre Ngazi et Yambuya, vallée de la Mandjolo, alt. 470 m, forêt primitive

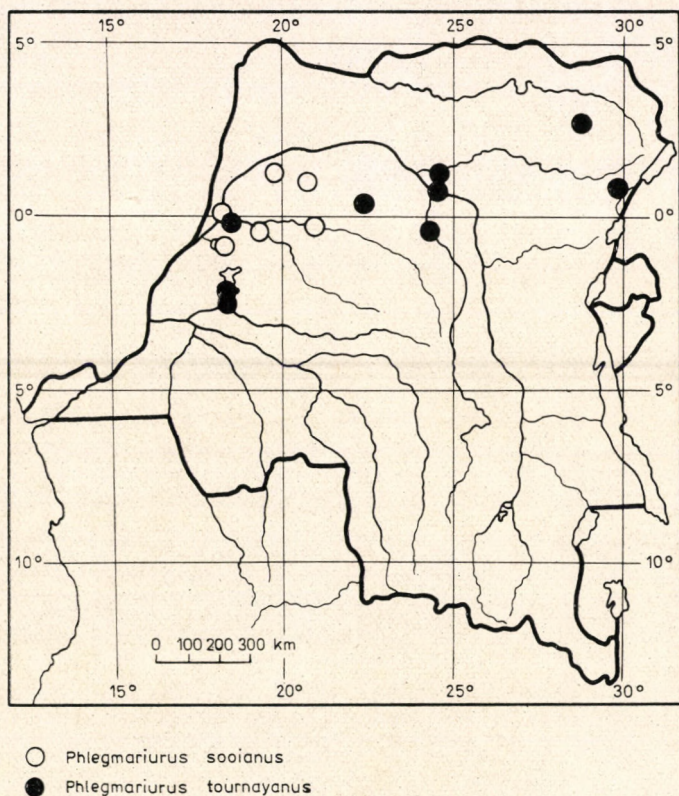



Fig. 3

a *Macrolobium dewevrei*, épiphyte longuement pendant sur branches maîtresses de *Macrolobium*, feuilles raides, sporanges jaunâtres, 1938, LOUIS 12409 (BR); Yaolika, entre Yaluwe et Ekoli, sur le Lomami, alt. 470 m, dans le village, épiphyte pendant, zone submédiane d'*Elaeis*, 1939, LOUIS 13374 (BR); Lesse, forêt vierge aux bords de la Semliki, sur tronc d'arbre tombé, 1914, BEQUAERT 3162 (BR).

District de l'Ubangi-Uele: route Gombari—La Duru, épiphyte, 1906, SERET 568 (BR).

P. tournayanus est un épiphyte de forêt primitive ombrophile, où il accompagne orchidées et fougères sur les branches de grands arbres (*Gilbertiodendron*, *Macrolobium dewevrei*, *Parinari ealaense*, *Entandrophragma*). Un seul spécimen (LOUIS 13374) provient d'un *Elaeis* planté.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 201—206 (1973)

CYTOTAXONOMY OF THE BOREAL TAXA OF PHYLLITIS

Å. Löve and Doris Löve

DEPARTMENT OF ENVIRONMETAL, POPULATION AND ORGANIC BIOLOGY
UNIVERSITY OF COLORADO, BOULDER, COLORADO

(Received: January 1, 1973)

The genus *Phyllitis* Hill is maintained as a group morphologically distinct from the genus *Asplenium* L. because of taxonomical expediency, although it is realized that biologically it is only a subgenus or a section of the latter. It consists of the three diploid (2n = 72) species *P. scolopendrium* (L.) Newman from Europe and western Asia, *P. sagittata* (DC.) Guinea and Heywood from the Mediterranean, and *P. lindenii* (Hook.) Maxon from southern Mexico, the panallotetraploid (2n = 144) *P. hybrida* (Milde) C. Chr. from the northern Adriatic, and the hemiallotretraploid (2n = 14) *P. japonica* Kom. which is represented in the nemoral zone of eastern Asia by the ssp. *japonica* and in the nemoral region of eastern North America by the ssp. *americana* (Fern.) Löve et Löve.

The genus *Phyllitis* Hill is a heterogeneous assemblage of austral and boreal ferns, the latter of which characterized by fronds with linear sori in pairs each having the appearance of a single sorus. The fronds are entire in most species but pinnatified in some. The veins are forked and the sori are borne on the outer sides of the fertile veinlets. Both the acroscopic and basiscopic veinlets are fertile and the sori on veinlets from two adjacent weins face each other. The species have persistent and linear indusia with free venation except at the leaf margins. The occurrence of chaff varies although it is always sparse when present and limited to the lower surface of the fronds.

Phyllitis crosses easily, experimentally and naturally, with *Ceterach* Garsault and *Asplenium* L. and other genera split out of the latter, so a barrier of crossability which is to be required of well-defined genera (Löve 1963) is apparently absent. Therefore, these taxa would seem to be most correctly classified as small subgenera or sections only of the very large genus *Asplenium*. This was done for *Phyllitis* by Copeland (1947), though he left *Ceterach* as a distinct genus, and several recent authors prefer the inclusive and natural genus *Asplenium* rather than its splitting. This is a case, however, when a good deal could be said for the convenience of treating the smaller and morphologically somewhat distinct taxa as separate genera, as long as it is understood that this is done only for convenience and in the full comprehension of their lack of the crossability barrier required for good natural genera. Such an arrangement ought to be permissible even when an exact biosystematic classification is adhered to, because it is hardly a sin against evolutionary classification

to separate, for the sake taxonomical expediency, clusters that are morphologically distinguishable although they lack the barrier of crossability, whereas it is a violation of the evolutionary idea to add biological heterogeneity to any category. Therefore, we believe the genus *Phyllitis* and other similar groups of the genus *Asplenium* ought to be allowed to be retained as separate genera for convenience alone, as long as it is remembered that biologically they are nothing but subgenera or sections.

The boreal taxa of *Phyllitis* with which we are concerned are recognized in most recent manuals as three species. The taxon *P. scolopendrium* (L.) Newman has a distribution area from western Europe to western Siberia; it is also said to be represented by a slightly distinct taxon in eastern North America (FERNALD 1935, 1950) and a population believed to be identical to the European plant in eastern Asia (OHWI 1965; TAGAWA 1966). In the Mediterranean region *P. sagittata* (DC.) Guinea and Heywood is widespread, whereas *P. hybrida* (Milde) C. Chr. is restricted to a few islands near the coast of Istria in Yugoslavia in the northern Adriatic Sea, and *P. lindenii* (Hook.) Maxon is known only from southern Mexico.

The chromosome number of the species *P. scolopendrium* s. str. from Europe is known to be 2n = 72, which is the lowest number for the family *Aspleniaceae* and may, therefore, be regarded as diploid, although it actually is the hexaploid multiple of the primary basic number x=12. It has been reported from populations from various parts of the European area of the species by MANTON (1950), VAZART (1956), REEKMANS (1957), MEYER (1958a, b, 1960), EMMOTT (1964), and KEMPF (1967). We have confirmed this number for specimens originating from Scania in southern Sweden to northern Italy.

The species *P. sagittata* was reported to have 2n = 72 chromosomes by MANTON (1950) who studied French plants. That number was later confirmed by EMMOTT (1964) from Mallorca and southern France, and we found it in plants from northern Italy.

Populations of *P. hybrida* from the islands south of the Istrian peninsula in the Adriatic Sea have been found to be tetraploid with 2n = 144 chromosomes by MANTON (1950), MARTINOLI (1952), VIDA (1963), and EMMOTT (1964). We have confirmed this number on plants collected on the island of Rab.

The chromosome number of the North American taxon named *P. scolopendrium* var. *americanum* Fern. in recent manuals was reported to be 2n = 144 by BRITTON (1953) who studied plants from Ontario, and by EMMOTT (1964) on material originating from Michigan. We have confirmed that number on specimens from various localities in eastern North America from New Brunswick and southern Ontario to Tennessee.

The only previous report of the chromosome number of the Japanese populations, which authors of flora manuals identify with *P. scolopendrium*, is that by EMMOTT (1964), who found plants from a locality not closer revealed

to be tetraploid with 2n = 144 chromosomes. Our plants originating from mountain localities near Niigata on Honshu had the same number.

During the years we lived in Montreal, we had at the Montreal Botanical Garden a few specimens of the Mexican species *P. lindenii* which had come from the mountains near the La Concordia village in the Sierra Madre in the Chiapas state of southern Mexico. These plants were found to be diploid with 2n = 72 chromosomes.

In order to reveal some more evidence of the possible relationship and evolutionary history of the different taxa, some hybridization experiments have been made, and the meiotic division of the hybrids have been closer analysed. EMMOTT (1964) was able to demonstrate that hybrids between the two diploid European species *P. scolopendrium* and *P. sagittata* were highly sterile and formed an average of 5.5 bivalents per cell at meiosis, ranging from two to nine of 36 possible in the eight cells studied. In our hybrids, however, the average was found to be 18.6 bivalents in this cross, with the range 11—24 bivalents in slightly less than 70 cells. Similarly, hybrids between *P. lindenii* and *P. sagittata* showed an average of 19.3 bivalents, whereas the average for the hybrids between *P. lindenii* and *P. scolopendrium* was found to be only 9.8 bivalents. This indicates that although these taxa are likely to have evolved from the same original genome, some of the chromosomes have changed gradually so much as to secure a strong reproductive barrier between these biologically well-defined species (LÖVE 1964).

In the hybrids between the tetraploid *P. hybrida* and two diploid European species EMMOTT (1964) was able to demonstrate a significantly higher degree of meiotic pairing which apparently involved only one of the genomes of the polyploid. It was suggested by MILDE (1864) when describing *P. hybrida* that its morphological characteristics indicated that it could have originated from a primary hybrid between *P. scolopendrium* and *Ceterach officinarum* (L.) DC. The hybrids between *P. hybrida* and *P. sagittata* in our studies and those by EMMOTT (1964) showed up to 36 bivalents and 36 or more univalents per cell, whereas the hybrids between *P. hybrida* and *P. scolopendrium* were found to have an average of 22 bivalents and never more than 29 bivalents in our material, although EMMOTT (1964) observed an average of 26 and a maximum of 36 bivalents in her hybrids of these taxa. EMMOTT (1964) believed that this indicated that the *Phyllitis* genome of *P. hybrida* is older than that of both the diploid species and therefore more similar to both than they are to each other. We have no other explanation though we doubt its plausibility, especially in the light of the fact that the geographical distribution of the Adriatic endemic is a strong support of the hypothesis of its recent origin. However, we suggest that the results may be explained as caused by a close relationship between all the diploid genomes, and that the *Phyllitis* genome of *P. hybrida* is that of *P. sagittata* and not that of *P. scolopendrium*.

When MANTON (1950) and EMMOTT (1964) observed that *Ceterach officinale* is a tetraploid with 2n = 144 chromosomes, some doubt was cast upon the feasibility of the hypothesis of a *Ceterach* as the other parent of the primary hybrid that led to *P. hybrida*. However, VIDA (1963) discovered a diploid species of *Ceterach* which was described as *C. javorkaeanum* (Vida) Soó. According to SUŠNIK and LOVKA (1970), this species is common at the Adriatic Sea in the region where *P. hybrida* is known to occur. Since the sterile triploids between this diploid species and *P. hybrida* produce 30—36 bivalents and 36—42 univalents at meiosis, it seems safe to conclude that the other genome of *P. hybrida* has come from *C. javorkaeanum*.

It was suggested by WAGNER (1955) that the American tetraploid should be regarded as an autotetraploid, a conclusion apparently based on its chromosome number alone which then had been reported only by BRITTON (1953). This assumption was then used as a basis for the claim that the taxon ought to be accepted as a variety only of the European diploid and not as a distinct species as proposed by LÖVE (1954). The biological untenability of this claim is evident, especially after EMMOTT (1964) demonstrated the occurrence of the expected high degree of intersterility between these taxa. From evidence obtained from hybrids between this tetraploid plant and diploid species of *Asplenium* and *Phyllitis*, EMMOTT (1964) surmised that the American tetraploid might be what she called a cryptic autopolyploid, because multiple homologies seemed to be revealed by assumed autosynthesis in its hybrids with certain less closely related species of *Asplenium*. Both the American and Japanese tetraploids show a completely undisturbed meiois with 72 bivalents and no univalents in material so far studied. Although a single cell of a hybrid between these taxa studied by EMMOTT (1964) was found to have only 48 bivalents and one quadrivalent, our hybrids of American and Japanese populations were perfectly fertile and had essentially undisturbed meiosis. From that we conclude that their chromosomes are at least essentially identical. The lack of multivalents may seem to contradict the conclusion by WAGNER (1955) of the autoploid origin of the American plant, although in our opinion the tetraploids may well have been produced as hemiautoploids which later have differentiated their chromosomes so that presently they are most correctly classified as hemialloploids, which is the type of successful polyploids most frequently met with in nature (LÖVE and LÖVE 1949).

It may be concluded from these studies that the boreal species of the genus *Phyllitis* have evolved by aid of three speciation processes. The primary genome of the genus has differentiated gradually to give rise to the three diploid species, *P. scolopendrium*, *P. sagittata* and *P. lindenii*. After a recent hybridization between *P. sagittata* and *Ceterach javorkaeanum* the panalloploid *P. hybrida* was formed in the inner Adriatic region where it still remains. The tetraploid American and Japanese plants however, represent a single

species which is an old hemialloploid derivative of an originally presumably hemiautoploid plant. The American taxon was given the species name *P. fernaldiana* Löve by Löve (1954), though Fernald (1935, 1950), Wagner (1955) and Tryon (1969), preferred to regard it as the var. *americana* Fern. of the European species *P. scolopendrium*. Since this taxon and the eastern Asiatic tetraploid are fully interfertile and differ only in a few morphological characteristics, the name of the tetraploid species must, however, be *P. japonica* Kom. as described by Komarov (1932). Its typical ssp. *japonica* consists of the eastern Asiatic populations, whereas the North American populations constitute its ssp. *americana* (Fern.) Löve et Löve, stat. nov., based on *Phyllitis scolopendrium* var. *americana* Fernald, in Rhodora 37 (1935), 220.

Except for *P. hybrida*, all the boreal species of *Phyllitis* are apparently old and well established and their present distinction certainly has been accentuated by their geographical separation through reduction in their original areas and extinction of possible intermediates. Since the genus is essentially austral, the primary diploid taxon of the boreal group has probably dispersed into the south-eastern part of ancient Laurasia even before the onset of the Cretaceous. It may be suggested that from this primary diploid taxon a polyploid species soon has been formed, and that whereas the diploid line dispersed westward near the southern shores of Laurasia to differentiate gradually into the European, Mediterranean and Mexican populations, one of which much later contributed its genome to produce the endemic Adriatic alloploid, the old tetraploid line dispersed northward on the eastern coasts to reach the northern shores of the Laurasian continent. There it joined the nemoral flora and with it became genetically homeostatic and thus tethered to the climates of the 30—50th parallels early in the Tertiary. Later, the tetraploid population was divided into two when it followed the dispersal of the nemoral plants against the northwards drift of the continent (Löve and Löve 1967a, b) to end up as separate populations in eastern Asia and eastern North America. That is another story worthy of a separate study, which is likely to furnish new and more exciting explanation of the geography of boreal ferns than those still adhered to by some leading pteridologists (Tryon 1969). However, even a historically geographical study based on the theory of continental drift will probably confirm the suggestion by Emmott (1964) that the present diploid species of *Phyllitis* have developed later than their separation from the old tetraploid so that these derived polyploid actually may carry the oldest and least altered genome of this highly reduced conglomerate.

ACKNOWLEDGEMENTS

The investigations leading to this report have been performed during a period of two decades at the University of Manitoba, Université de Montréal, University of Colorado, and University of Ljubljana, indirectly supported by various grants from the National Research

Council of Canada and the National Science Foundation and NATO Science Grant No. 69. Its last steps were completed as a part of a co-operative project on the cytotaxonomy of the flora of Yugoslavia, jointly supported by a Foreign Currency Grant from the Smithsonian Institution in Washington, D. C., U.S.A. and Sklad Borisa Kidriča,, Jugoslavija.

BIBLIOGRAPHY

1. BRITTON, D. M. (1953): Chromosome studies on ferns. Amer. Journ. Bot. **40,** 575—583.
2. COPELAND, E. B. (1947): Genera Filicum. Waltham, Mass.
3. EMMOTT, J. I. (1964): A cytogenetic investigation in a Phyllitis Asplenium complex. New Phytol. **63,** 306—318.
4. FERNALD, M. L. (1935): Critical plants of the upper Great Lakes region of Ontario and Michigan. Rhodora **37,** 197—222, 238—262, 272—301, 324—341.
5. FERNALD, M. L. (1950): GRAY's Manual of botany. Eighth edition. New York.
6. KEMPF, C. (1967): Fougères d'Alsace. Inf. ann. Caryosyst. et Cytogénét. **1,** 15—16.
7. KOMAROV, V. L. (1932): Novy vidy rastenye na daljnem vostoke SSSR. Bull. Jard. Bot. Acad. Sci. URSS **30,** 189—223.
8. LÖVE, Å. (1954): Cytotaxonomical remarks on some American species of circumpolar taxa. Svensk Bot. Tidskr. **48,** 211—232.
9. LÖVE, Á. (1963): Cytotaxonomy and generic delimitation. Regnum Vegetabile **27,** 45—51.
10. LÖVE, Á. (1964): The biological species concept and its evolutionary structure. Taxon **13,** 33—45.
11. LÖVE, Á.—LÖVE, D. (1949): The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. Portug. Acta Biol. (A.), R. B. GOLDSCHMIDT Vol.: 273—352.
12. LÖVE, Á.—LÖVE, D. (1967a): Continental drift and the origin of the arctic-alpine flora. Revue Roumaine de Biol. Sér. Bot. **12,** 163—169.
13. LÖVE, Á.—LÖVE, D. (1967b): The origin of the North Atlantic flora. Aquilo, ser. Bot. **6,** 52—66.
14. MANTON, I. (1950): Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. Cambridge.
15. MARTINOLI, G. (1952): Studio cariologico ed ecologico della Phyllitis hybrida C. Christ. (Aspleniaceae). Caryologia **5,** 178—191.
16. MEYER, D. E. (1958a): Zur Zytologie der Asplenium Mitteleuropas (XVI—XX). Ber. Dtsch. Bot. Ges. **71,** 11—20.
17. MEYER, D. E. (1958b): Chromosomenzahlen der Asplenien Mitteleuropas. Willdenowia **2,** 41—52.
18. MEYER, D. E. (1960): Hybrids in the genus Asplenium found in northwestern and central Europe. Amer. Fern. Journ. **50,** 138—145.
19. MILDE, J. (1864): Scolopendrium hybridum Milde. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, **14,** 235—238.
20. OHWI, J. (1965): Flora of Japan. Washington.
21. REEKMANS, M. (1957): Contribution à l'étude de l'apogamie chez Asplenium scolopendrium L. Lejeunia **21,** 21—28.
22. SUŠNIK, F.—LOVKA, M. (1970) Citološke raziskave rodu Ceterach Gars. v Sloveniji. Biol. Vestnik **18,** 19—25.
23. TAGAWA, M. (1966): Coloured illustrations of the Japanese Pteridophyta. Osaka.
24. TRYON, R. (1969): Taxonomic problems in the geography of North American ferns. BioScience **19,** 790—795.
25. VAZART, J. (1956): Étude cytologique de la réproduction sexuée chez quelques Ptéridophytes. Revue Cytol. Biol. Végét. **17,** 263—402.
26. VIDA, G. (1963): A new Asplenium (sectio Ceterach) species and the problem of the origin of Phyllitis hybrida (Milde) C. Christ. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **9,** 197—215.
27. WAGNER, W. H. (1955): Should the American Hart's Tongue be interpreted as a distinct species? Amer. Fern. Journ. **45,** 127—128.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 207—209 (1973)

EINE NEUE FESTUCA-ART AUS CHINA

Von

INGEBORG MARKGRAF-DANNENBERG

ZÜRICH, BOTANISCHER GARTEN

(Eingegangen am 6. Januar, 1973)

Description of one new species from the genus *Festuca* (Subsect. *Exaratae*), *F. kansuensis* ex China, provincia Kansu.

Festuca kansuensis I. Markgraf-Dannenberg n. sp.

Dense caespitosa. Innovationes polyphyllae, intravaginales. Culmi satis tenues, erecti, 20—30 cm alti, binodes, in nodo superiore laxe geniculati, nodo superiore nudo, inter 1/5 et 1/7 culmi sito. Vaginae in dimidio inferiore integrae ibique distincte implicato-sulcatae, ceterum fissae, laeves, glabrae vel minute puberulae, emarcidae haud fibrosae, laminas emortuas retinentes. Ligulae innovationum breviter auriculatae, dense ciliolatae. Laminae conformes, glaucescentes, capillares vel subsetaceae (a = (0,25—)0,3—0,5 mm diam.), extus scabrae, apice obtusiusculae vel acutiusculae, in sectione transversali suborbiculares vel laxe angulatae, intus elevatotricostatae, 5-nerviae, pilis brevibus vel modice longis rigidiusculis in iugo costarum ornatae, fasciculis sclerenchymaticis inferioribus 7, non valde crassis, inaequalibus vel subaequalibus singulisque nervis correspondentibus (raro inter se confluentibus) instructae. (Interdum cellulae bulliformes adsunt). Panicula ovata-oblonga, erecta, laxa, sub anthesi patens, ramis minute scabris, infimis uno vel duobus, 1- ad 3-spiculatis, in ± dimidio inferiore nudis. Spiculae elliütico-lanceolatae, flavo-virentes vel parum violascentes, leviter pruinosae, 3- ad 4-florae; quadriflorae 7,9 mm longae, tenuiter et longiuscule pedicellatae. Glumae paulo inaequales, longe acuminatae, gluma inferior 3,0—3,4 mm longa (0,7 mm lata), subulata, gluma superior 4,2—4,8 mm longa (1,1—1,3 mm lata), anguste lanceolata, marginibus anguste scariosis, sub apice dorso scabridula, marginibus minute ciliolatis. Lemma 5,5 mm longa (1,6—1,7 mm lata), anguste lanceolata, aristata, arista apicali, 1,5—2,7 mm longa, sub apice in marginibus angustissime scariosa, apice in dorso scabriuscula et minute ciliolata. Palea lemmam aequans vel subaequans, apice bidentata, carinis scabris, in dorso punctulato-scabridula. Antherae palea dimidio longiores, 2,5—2,9 mm longae. Ovarium apice pilis paucis vestitum.

Vorkommen: China, Kansu. Leg. G. FENZEL. 23—25. VII. 1935. (W.) Inter Scharakuto et Kweite, in graminosis. Nr. 2368, 2375, 2386. In Steppe La Hau Pao. Nr. 2371, 2372. Herb. Nat. Mus. Wien.

Abb. 1

Festuca kansuensis ist durch das Merkmal der tiefen Scheidenfalte als eine zur Subsektion »Exaratae« zugehörige Art gekennzeichnet (vgl. SAINT-YVES in Candollea 1,21 (1922), in B. S. B. Fr. **71**,124 (1924)), Auch der Blattquerschnitt stimmt mit vielen der zugehörigen Arten überein.

Die Subsektion umfasst Arten weltweiten Zusammenhangs mit europaeischen, nordamerikanischen, afrikanischen und asiatischen Arten. Von den europaeischen Arten ist *Festuca amethystina* L. s. l. eine der weiter verbreite-

ten (mit Ostgrenze im westlichen Transkaukasien). Sibirien zwischen Jenissei-Lena (Baikal-)Gebiet bis zum Ochotskischen Meer wird von der ihr nächstverwandten *Festuca jacutica* Drob. bewohnt. *Festuca kansuensis* ist ausser der

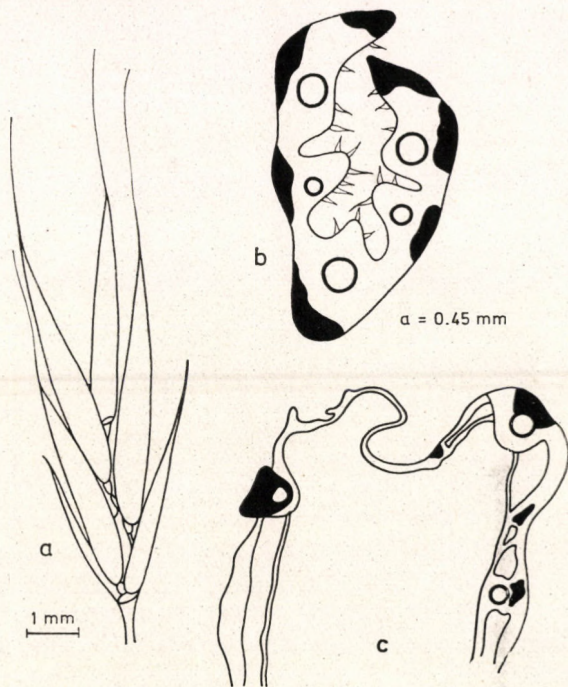



Abb. 2

westlicheren *Festuca kashmiriensis* Stapf. im asiatischen Festland die südlichste Art. Weiter südöstlich schliessen sich tropisch-asiatische Arten der Exaratae an, z. B. *Festuca nubigena* Jungh. in Java.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 211—222 (1973)

TEUCRIUM SUBSPINOSUM POURRET ET WILLD., EIN DORNPOLSTER-ENDEMIT DER BALEAREN

Von

H. MEUSEL

BOTANISCHES INSTITUT DER UNIV. HALLE (SAALE)

(Eingegangen: 1. Januar 1973)

On the basis of a comparison between the closely related Western-Mediterranean *Teucrium marum* and *T. subspinosum*, the special growth features of thorny cushion plants are analysed with regard to the the special habitat of the Mediterranean subalpine and littoral thorny pulvinate formations. The development of the thorn cover around the vegetative system of the Mediterranean suffrutesceut plants in exposed habitats and the permanence of lignified inflorescences should probably be understood as structures preventing intenze insolation.

Die aus niedrigen Sträuchern und Halbsträuchern gebildeten Dornpolster-Gesellschaften der mediterran-turkestanischen Gebirgsländer haben schon oft das Interesse der Botaniker auf sich gezogen (vgl. z. B. EMBERGER 1939, GAMS 1956, QUÉZEL 1957, TROLL 1959). QUÉZEL (1967) behandelt in einer zusammenfassenden Darstellung anatomische und morphologische Strukturen der Dornpolsterpflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen (vgl. auch RAUH 1939, 1942) und deren bevorzugte Standorte in der hochmontan-subalpinen Stufe der meridional-subkontinentalen Gebirge des westlichen Eurasiens, in küstennahen Garriguen im Umkreis des Mittelmeeres und in Halbwüsten der Sahara. Noch immer ist aber die Frage der Struktur-Umwelt-Beziehungen dieser auffallenden Pflanzen in vieler Hinsicht ungeklärt. Es lag deshalb nahe, der Ausdifferenzierung von Dornpolstern innerhalb einzelner Verwandtschaftskreise sowohl von morphologischer als auch von geobotanischer Seite aus grössere Aufmerksamkeit zu schenken.

Bei *Atractylis* untersuchte ich (MEUSEL 1968) die taxonomische und geographische Stellung von Blattdornen bildenden Polsterpflanzen der marokkanischen Gebirge innerhalb eines Verwandtschaftskreises westmediterraner Halbsträucher und Pleiokormstauden. Interessante Einblicke in die morphologisch-chorologischen Zusammenhänge der Dornpolsterbildung zeichnen sich bei der von uns eingeleiteten Analyse von *Bupleurum* subsect. *Fruticescentia* (CAUWET 1971) ab. In diesem Beitrag sollen die Dornpolster bei *Teucrium* vorgestellt werden.

Die Gattung *Teucrium* hat sich wahrscheinlich von tropisch-subtropischen Breiten ausgehend beidhemisphärisch entfaltet. Meso-xeromorphe Sträucher findet man deshalb in der Mediterraneis, im südwestlichen Nord-

amerika und Mexico wie auch in Südafrika, Chile und im südöstlichen Australien. In der Holarktis haben sich neben den Sträuchern auch Halbsträucher, Annuelle und Stauden entwickelt. Die letztgenannten begegnen uns als meso- bis xerophile Pleiokormstauden sowie, besonders in Ostasien, als hygrophile Arten mit unterirdischen Ausläufern. Dornpolsterbildung ist uns nur aus der westlichen mediterranen Florenregion bekannt:

Teucrium spinosum L. aus der Verwandtschaft von *T. botrys* L. [sect. *Scordium* (Miller) Bentham] und *Teucrium subspinosum* Pourret et Willd., eine Pflanze, die mit *T. marum* L. nächstverwandt ist [sect. *Chamaedrys* (Miller) Schreber].

Untereinander haben diese beiden Arten keine engeren taxonomischen Beziehungen. *T. spinosum* ist eine west- bis zentralmediterrane hapaxanthe Pflanze, die wahrscheinlich während der niederschlagsreichen Herbst- und Winterperiode eine Rosette grösserer Laubblätter ausbildet, sich während des Frühjahrs und Sommers stark aufzweigt und dabei verdornt. Bei gut entwickelten Pflanzen bildet der Hauptspross kräftige aufsteigende Seitentriebe in regelmässiger Anordnung. Sie verleihen ähnlich wie bei *T. botrys* der Gesamptflanze ein buschiges Aussehen. Bei dieser Art gehen die Seitenachsen 1. Ordnung nach einer Zeit vegetativen Wachstums in lange Blütenstände (Thyrsen) mit laubblattähnlichen Tragblättern über. Bei *T. spinosum* zweigt sich jedoch das Sprosssystem weiter auf. Es entstehen dornartig auslaufende Seitentriebe 3. und 4. Ordnung mit kleinen, in ihrer Form stark vereinfachten Blättern. In der Achsel der unteren Blattpaare dieser Triebe entwickeln sich Blüten, während spitzenwärts verkümmerte Blütenanlagen oder an deren Stelle kurze Dornen auftreten. Wenn im einzelnen Sprossfolge sowie Blatt- und Blütenbildung bei *T. spinosum* noch genauer analysiert werden müssen, so besteht doch kein Zweifel, dass die dornartigen Sprosssysteme bei dieser Art der reproduktiven Region und damit ihre einzelnen Äste stark vereinfachten Infloreszenzen entsprechen (Infloreszenzdornen). Die Unterschiede zwischen *T. spinosum* and *T. botrys* bestehen

1. in der reicheren Aufzweigung des reproduktiven Achsensystems;
2. in der starken Reduktion der Beblätterung in diesem Bereich;
3. in der dornartigen Zuspitzung und Verholzung der Sprossenden.

Dieselben Erscheinungen sind zu beobachten, wenn wir *T. subspinosum* mit *T. marum* vergleichen. Die letztgenannte Art ist ein niedriger, 20 bis 50 cm hoher Hartlaubstrauch, der an dünnen, aufrechten Trieben, leicht abgesetzt von der Laubblattregion, einige Zentimeter lange Blütenstände trägt. Im mittleren und oberen Teil der Jahrestriebe werden proleptisch kurze Seitenzweige ausgebildet, so dass die Gesamtpflanze viele kleine, derbe, rhombische bis rhombisch-eiförmige Blätter hervorbringt. Die Trieberneuerung erfolgt regelmässig unterhalb der Blütenstände (akrotone Innovation). Vielfach werden

ausserdem basale Erneuerungssprosse gebildet. Diese entfalten sich wie der Muttertrieb aufrecht, können aber gelegentlich auch kriechtriebartig am Boden wachsen, sprossbürtige Wurzeln treiben und sich erst in einem ge-

Abb. 1. Teucrium marum. 4jährige Pflanze aus Gartenkultur. Am Ende einiger Laubtriebe stehen abgestorbene Infloreszenzachsen. Neben der aus dem Primärspross hervorgegangenen Pflanze (links) eine 2. Pflanze, die sich aus einem zunächst plagiotropen Innovationstrieb entwickelt hat. Foto RODEMANN

wissen Abstand von der Mutterpflanze aufrichten, um ein neues Sprosssystem auszubilden (Abb. 1).

T. subspinosum ist *T. marum* in vielen Merkmalen sehr ähnlich. BENTHAM (Prod. **12**, p. 589) vereinigt beide Taxa zu einer Art, und ihm folgend spricht KNOCHE (1922) von »*Teucrium marum* L. forme *subspinosum*«. Auch TUTIN et WOOD (in Flora Europaea 1972) bringen die enge Verwandtschaft von *T. marum* und *T. subspinosum* zum Ausdruck. Die letztgenannte Art zeichnet

sich durch kleinere nur schmaldeltaförmige bis lanzenförmige Blätter, kleinere Kelche (mit relativ langen Kelchzähnen) und kürzere Blumenkronen aus. In den meisten morphologischen und anatomischen Merkmalen bestehen jedoch zwischen *T. marum* und *T. subspinosum* sehr grosse Ähnlichkeiten. Es bleibt deshalb zu klären, worauf sich die beachtlichen Unterschiede im Habitus (*T. marum* ein niedriger Garrigue-Strauch ähnlich *Thymus vulgaris* oder *Satureja montana*, *T. subspinosum* ein Dornpolster) gründen.

Während bei *T. marum* die Blütenstände unverzweigt (Abb. 1) oder nur schwach verzweigt sind (Abb. 3, 4), kommt es bei *T. subspinosum* fast regelmässig zu einer Aufgliederung der reproduktiven Region in mehrere Äste (Abb. 6, 7). Diese bringen eine nur begrenzte Anzahl von Blüten hervor (an 2 bis höchstens 4 Wirteln, im Gegensatz zu 6—10 Wirteln bei *T. marum*). Die Tragblätter der Blüten sind sehr klein und fallen früh ab, während sich die Blütenstandsachsen als konisch zugespitzte verholzte Dornen entwickeln. Aus der vergleichenden Betrachtung (Abb. 4, 6) ergibt sich also, dass bei *T. subspinosum* ähnlich wie bei *T. spinosum* die Dornen Infloreszenzen homolog sind. Wenn gelegentlich an den dornartig entwickelten Endaufzweigungen die Blütenbildung auch unterdrückt sein kann, so halten wir es nicht für richtig, bei der Beschreibung von *T. subspinosum* Infloreszenzen und Dornen nebeneinander zu behandeln, wie das z. B. in Flora Europaea geschehen ist. Auch in Verzweigung und Innovation stimmen *T. marum* und *T. subspinosum* grundsätzlich überein. Wie *T. marum* so bildet auch *T. subspinosum* regelmässig proleptische Kurztriebe, von denen einige subfloral stehende zu Innovationen auswachsen können. Häufig auftretende basale Innovationstriebe entfalten sich meist wie die Muttertriebe, sie können sich aber dort, wo Teile des Polsters von benachbarten Pflanzen oder von Felsen beschattet werden, kriechtriebartig am Boden ausbreiten, regelmässig bewurzeln und nach Aufrichtung und Verzweigung die Voraussetzung für die Entwicklung einer neuen Pflanze schaffen. Wie die Vergleichung der Abbildungen 1 und 2 zeigt, können sich besonders in den stärker vegetativ wachsenden Bereichen *T. subspinosum* und *T. marum* sehr stark ähneln. Die blühenden Astsysteme von *T. subspinosum* zeichnen sich dagegen durch kürzere Triebe aus, die häufig auch nicht streng aufrecht wachsen, sondern sich mehr oder weniger abspreizend entfalten (Abb. 5, 6, 7). Durch diese Verzweigungsweise und die oben geschilderte Aufgliederung der Infloreszenzregion entsteht die Wuchsform eines niedrigen Dornstrauches, der meist Polstergestalt annimmt, gelegentlich aber auch noch den sparrigen Wuchs erkennen lässt, der viele mediterrane Garrigue-Sträucher und -Halbsträucher auszeichnet. *T. marum* und *T. subspinosum* unterscheiden sich somit vorwiegend durch quantitative Merkmale. Lediglich in der Umbildung der Infloreszenzäste in Dornen weist *T. subspinosum* eine besondere Struktur auf. Man kann diese Art somit als Dornpolster-Metamorphose von *T. marum* bezeichnen.

Auch in pflanzengeographischer Sicht stehen sich *T. marum* und *T. subspinosum* sehr nahe. Während die erstgenannte Art in den Garriguen zentralmediterraner Inseln (Îles d'Hyères, Korsika, Sardinien, Insel Murter im

Abb. 2. Teucrium subspinosum. Zweigsystem einer Pflanze in Gartenkultur. Neben den aufrechten in Dornen auslaufenden Ästen (rechtes) vegetative unter Beschattung ausgebildete Triebe (links), von denen einer ein längeres Stück plagiotrop gewachsen ist. Foto RODEMANN

Bereich der nordwestillyrischen Unterprovinz) spontan vorkommt, ist *T. subspinosum* ein Endemit der Balearen mit einer Hauptverbreitung auf der Sierra von Mallorca. Eine ausführliche Schilderung der Assoziation des *Teucrietum subspinosi* verdanken wir BOLOS und MOLINIER (1958). Diese Autoren weisen bereits darauf hin, dass die Gesellschaft in ihrer Struktur, Physiognomie und Standortsbildung zwar enge Beziehungen zu den oromediterranen *Erinaceetalia* (vgl. QUÉZEL 1957) aufweist, in ihrer floristischen Zusammensetzung sich aber durch ein ganz anderes Artengefüge auszeichnet. Es bestehen also in den Dornpolster-Formationen der mediterran-turkestanischen Gebirge nicht nur grosse floristische Unterschiede zwischen den ostmediterran-orientalisch-turkestanischen und den westmediterranen Ausbildungsformen (vgl. SCHMID 1953, ERN 1966), sondern auch starke Diffe- renzierungen innerhalb derselben. Man hat den Eindruck, dass sich in engeren oder

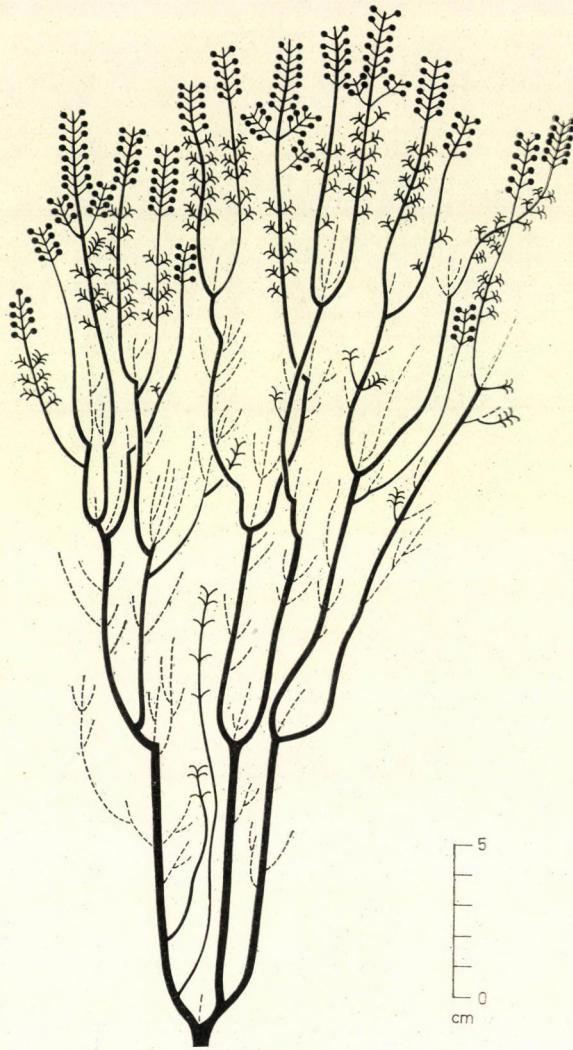



Abb. 3. Teucrium marum. Halbschematische Darstellung eines mehrjährigen Verzweigungssystems einer am natürlichen Standort (Korsika) gesammelten blühenden Pflanze. Abgestorbene Teile gestrichelt gezeichnet. Bei den Blütenständen sind die Tragblätter nicht dargestellt

weiteren Bereichen der jungen mediterranen, vorder- und mittelasiatischen Gebirge aus dem jeweiligen regionalen Florenbestand einander entsprechende Gesellschaften herausgebildet haben. BOLOS und MOLINIER (1958) weisen in diesem Zusammenhang auf die floristischen Beziehungen des *Teucrietum subspinosi* zu endemischen Garrigue-Gesellschaften der Balearen (*Hypericion balearici*) hin.

Das *Teucrietum subspinosi* ist ausser der namengebenden Art durch folgende Balearen-Endemiten ausgezeichnet:

Abb. 4. Teucrium marum. 2 Triebperioden aus dem Verzweigungssystem einer blühenden Pflanze vom natürlichen Standort (Korsika)

Rosmarinus officinalis L. var. *palauii* O. Bolos et R. Molinier
Smilax aspera L. var. *balearica* Willk.
Thymelaea myrtifolia (Poiret) D. A. Webb
Astragalus balearicus Chater
Hypericum balearicum L.
Teucrium asiaticum L.

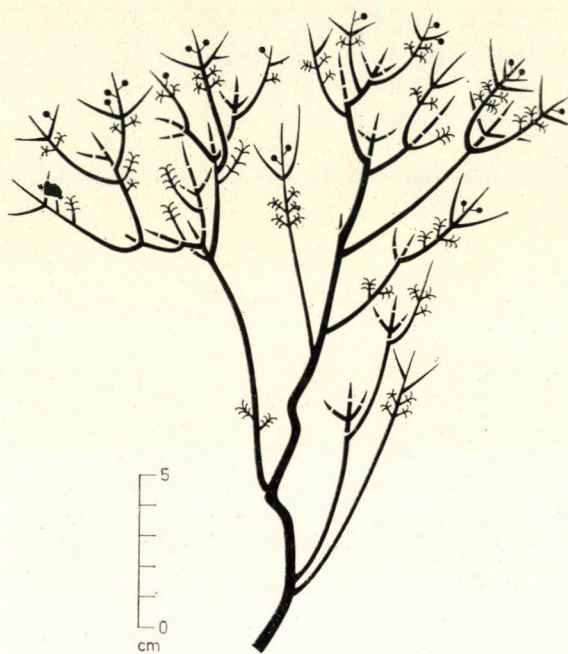



Abb. 5. Teucrium subspinosum. Halbschematische Darstellung eines mehrjährigen Verzweigungssystem einer Pflanze vom natürlichen Standort (Mallorca)

Von diesen Arten gehört *Astragalus balearicus* einer weiter verbreiteten, besonders in der östlichen Mediterraneis häufigen Dornpolstersippe (*A. angustifolius*-Gruppe) an. *Teucrium asiaticum* und *Thymelaea myrtifolia* sind niedrige Halbsträucher aus westmediterranen Verwandtschaftskreisen, wogegen *Hypericum balearicum* eine eigene Sektion der weitverbreiteten Gattung bildet, also einen taxonomisch sehr isoliert stehenden xeromorphen Balearen-Endemiten repräsentiert. *Rosmarinus officinalis*, ebenso ein alter, eigenständiger westmediterraner Xerophyt (vgl. JÄGER 1971), bildet in verschiedenen Teilarealen an trockene, offene Standorte angepasste Kleinsippen aus, die vielleicht teilweise nur als Standortmodifikationen zu bewerten sind. Bei *Smilax aspera* wird die Vermutung einer modifikativ bedingten Dornpolsterform sehr wahrscheinlich, wenn man die verschiedene Wuchsweise von Pflanzen an dicht

benachbarten schattigen Fels- und Waldstandorten einerseits und offenen Felsfluren andererseits vergleicht. Diese Art dürfte sich deshalb besonders eignen, im ökologischen und morphologischen Experiment die den Dornpolsterwuchs bewirkenden Faktoren zu erkunden.

Abb. 6. Teucrium subspinosum. 3 Triebperioden einer Pflanze vom natürlichen Standort (Mallorca) in der Postfloration

Leider bestehen bis heute keine Möglichkeiten, die Standortsverhältnisse von *Teucrium marum* und *T. subspinosum* genauer miteinander zu vergleichen, um daraus Rückschlüsse auf die Ursachen des Dornpolsterwuchses der letztgenannten Art zu ziehen. Wie Bolos und Molinier (1958) schildern, ist das *Teucrietum subspinosi* optimal in den altomontanen und subalpinen Gipfelfluren und Felsgraten der Sierra von Mallorca entwickelt, wo ausser der Höhenlage vor allem starke Winde eine Zurückdrängung des Baum- und Strauchwuchses bewirken. Winderosion ist sicherlich auch im felsigen Litoral eine der Ursachen des Zurückweichens höherer schattender Gehölze. In Felsfluren nahe der Küste wachsen auf den Balearen vor allem *Anthyllis fulgurans* und *Launaea cervicornis* als Dornpolster an litoralen Felsabbrüchen. In Nachbarschaft des noch unter Salzeinfluss stehenden *Launaeetum cervicornis* findet man aber auch *Teucrium subspinosum* und *Astragalus poterium* zusammen

mit polsterförmig wachsender *Smilax* und anderen charakteristischen Elementen der subalpinen *Teucrieta*. Sie wachsen hier in Gemeinschaft mit *Chamaerops humilis*, *Olea europaea* var. *oleaster* und *Pistacia lentisus*. Daraus ergibt sich, dass die Dornpolsterpflanzen nicht entscheidend vom Wärmeklima abhängig

Abb. 7. Teucrium subspinosum. Sprosssystem eine Pflanze aus Gartenkultur mit Infloreszenzdornen. Unterhalb der vorjährigen Dornäste vegetativ gebliebener Innovationstrieb

sind. Sowohl die subalpinen als auch die litoralen Felsfluren zeichnen sich aber durch extreme Windwirkungen und durch starke Insolation aus. Es ist deshalb zu vermuten, dass diese Faktoren in erster Linie das Vorkommen von Polsterpflanzen und die Ausbildung des Kugelpolsterwuchses bei *Smilax aspera* bedingen. Für subalpine Dornpolsterfluren in Südspanien nimmt auch ERN (1966) den Auffassungen von GAMS (1956) und TROLL (1959) folgend an, dass vor allem klimatische Faktoren (starke Winde, sommertrockene, strahlungsreiche Gebirgsklimate mit starken tageszeitlichen Temperaturschwankungen) bei der Auslese der Polsterpflanzen eine Rolle spielen.

Neben diesen klimatischen Bedingungen begünstigen wahrscheinlich auch edaphische Faktoren die Dornpolstervegetation direkt oder indirekt.

Wie alle Gehölze bilden die Dornpolsterpflanzen ein weit ausgedehntes extensives Wurzelsystem, was ihnen ermöglicht, sich auf feinerdearmen Felsfluren zu behaupten. Die von BOLOS und MOLINIER beschriebene Subassoziation des *Teucrietum subspinosi* mit *Amplodesmus mauritanicus* in höheren Deckungsgraden ist sicherlich als ein Abbaustadium der Dornpolsterfluren auf feinerdereicheren, waldfreundlicheren Standorten zu bewerten. Besonders begünstigt ist der Polsterwuchs dort, wo auf Steilhängen Gerölldecken liegen. Die starke Bewurzelung und das ausgebreitete verholzte Astsystem tragen hier in hohem Mass zur Festigung der Bodendecke bei. Deshalb steigt, wie auch andere Dornpolster-Gesellschaften, das *Teucrietum subspinosi* besonders an Felsschutthängen bis in die Waldstufe herab.

Vielfach wird Felsschutt durch Beweidung offen gehalten und in Bewegung gesetzt. Da ausserdem die Dornpolsterpflanzen gegen den Frass der Weidetiere besonders gut geschützt sind, ergeben sich vielfach enge Beziehungen zwischen Beweidung, Vorkommen und Ausbreitung von Dornpolsterpflanzen.

Ich möchte jedoch annehmen, dass der Dornmantel der mediterranen Polsterpflanzen nicht nur einen Schutz gegen Tierfrass, sondern vor allem auch gegen zu starke Bestrahlung gewährt (vgl. RAUH 1942, GAMS 1956). Bei verschiedenen Garriguepflanzen kann man beobachten, dass alte Blütenstände erhalten bleiben und sich die jungen Triebe und Blätter im Schutz dieses den ganzen Vegetationskörper locker bedeckenden toten Zweigsystems entfalten. Im Verwandtschaftskreis von *Bupleurum spinosum*, das ähnlich wie *Teucrium subspinosum* als Dornpolsterpflanze wächst, ist *B. fruticescens* als ein solcher Garrigue-Halbstrauch mit persistierenden Infloreszenzen zu nennen. Bei diesen *Bupleurum*-Arten bestehen Beziehungen morphologisch und vielleicht auch im funktionellen Verhalten zwischen Halbsträuchern, deren überdauernde Infloreszenzen den assimilierenden Vegetationskörper umgeben, und dornbedeckten Polsterpflanzen. Inwieweit bei *T. marum* alte Infloreszenzen einen wirksamen Schutz auf das junge Triebsystem bewirken, konnten wir am Standort noch nicht beobachten. Dagegen zeichnet sich *T. asiatic* ähnlich wie *Bupleurum fruticescens* durch verholzte und deshalb erhalten bleibende Blütenstände aus, die besenartig das gesamte vegetative Zweigsystem überdecken und sicherlich einen Schutz vor zu starker Insolation darstellen. Es bleibt zu prüfen, ob die Dornen bei *T. subspinosum* in ähnlicher Weise wirken wie die überdauernden Blütenstände bei *T. asiatic*, das man oft in Gesellschaft unserer Art findet, ihr systematisch aber ferner steht. Wenn somit die Frage der Dornbildung in ihrer Abhängigkeit von den Umweltbedingungen noch weiterer Aufklärung bedarf, erscheinen in Anbetracht der hier vorgestellten Unterschiede und Beziehungen im Wuchsverhalten die beiden nahe verwandten Arten *T. marum* und *T. subspinosum* für eine weiterführende experimentelle Analyse der Dornpolster-Wuchsform gut geeignet.

ACKNOWLEDGEMENT

Frau I. Wasternack danke ich für die Ausführung der Habitus-Zeichnungen und den Entwurf der Schemata.

LITERATURVERZEICHNIS

1. Bolos, O. et Molinier, R. (1958): Recherches phytosociologiques dans l'Île de Majorque. Collectanea Bot. **5**, 699—865.
2. Cauwet, A.-M. (1971): Caryosystématique de genre Bupleurum L. The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. Suppl. Journ. Linn. Soc. **64**, 257—266.
3. Emberger, L. (1939): Aperçu général sur la végétation du Maroc. Veröff. Geobot. Inst. Rübel **14**, 40—157 (1939).
4. Ern, H. (1966): Die dreidimensionale Anordnung der Gebirgsvegetation auf der Iberischen Halbinsel. Bonner Geogr. Abh. **37**.
5. Gams, H. (1956): Die Tragacantha-Igelheiden der Gebirge um das Kaspische, Schwarze und Mittelländische Meer. Veröff. Geobot. Inst. Rübel **31**, 217—243.
6. Knoche, H. (1922): Flora balearica, Bd. 2.
7. Meusel, H. (1968): Über Wuchsform und Verbreitung von Atractylis humilis L. und verwandte Arten. Collectanea Bot. **7**, 799—816.
8. Quézel, P. (1957): Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. Paris.
9. Quézel, P. (1967): A propos des xérophytes épineux en coussinet du pourtour mediterranéen. Ann. Fac. Science. Marseille **39**, 173—181.
10. Rauh, W. (1942): Beiträge zur Morphologie und Biologie der Holzgewächse. II. Morphologische Beobachtungen an Dorngehölzen. Bot. Archiv **43**, 111—168.
11. Schmid, E. (1956): Die Vegetationsgürtel der Iberisch-Berberischen Gebirge. Veröff. Geobot. Inst. Rübel. **31**, 124—163.
12. Troll, C. (1959): Die tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. Bonner Geogr. Abh. **25**.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 223—233 (1973)

EINIGE GEDANKEN ZUR SYSTEMATISCHEN GLIEDERUNG MITTELEUROPÄISCHER EICHEN-HAINBUCHENWÄLDER

Von

R. NEUHÄUSL und ZDENKA NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ

BOTANISCHES INSTITUT DER TSCHECHOSLOWAKISCHEN AKADEMIE D. WISS., PRŮHONICE BEI PRAHA

(Eingegangen am 1. Januar 1973)

On the basis of a preliminary tabulatory comparison, the authorm discus the following problems of Central European oak hornbeam woods: 1. The Central European area is subdivided into twelve more or less independent partial areas; 2. Habitat relations are briefly characterized. 3. The species composition of the tree layer offers but poor possibilities for a further phytocoenological classification of the Central European oak hornbeam forests. Ecological conditions allow the coexistence of all important tree species in oak hornbeam forests in "medium" habitats; the elimination of certain tree species, if not chorologically determined, takes only a slow course. 4. The best possibilities of a detailed classification of the Central European oak hornbeam woods are offered by the species composition of the shrub and herb layers. *Rosa arvensis*, *Carex umbrosa*, also *Potentilla sterilis*, can be considered relatively good character species, while the other species represent regional association-differentiating, locally characteristic, racial differentiating, or differentiating species of subordinated syntaxa.

Einleitung

Die mitteleuropäischen Eichen-Hainbuchenwälder werden in den letzten Jahren fast eindeutig zum Verbande *Carpinion betuli* sensu Oberdorfer 1957[1] gestellt. Grosse Meinungsunterschiede bestehen jedoch in der Auffassung von Assoziationen, was neben objektiven Gründen auch durch subjektive Ansichten bzw. traditionelle Gesellschaftsnamen verursacht wird. Im Grunde unterscheidet man entweder ein breitgefasstes *Querco-Carpinetum (medioeuropaeum)* nach TÜXEN (1937), das in mehrere geographische Varianten (Rassen) zerfällt, oder durch feinere floristische Unterschiede differenzierte Gebietsassoziationen, die teils durch Charakterarten, teils nur durch abweichende Artenkombinationen gekennzeichnet sind. Die Autoren fassten die wichtigsten publizierten Tabellen von Eichen-Hainbuchenwäldern Mitteleuropas in eine Übersicht zusammen, um Grundlagen zur syntaxonomischen Einordnung zu gewinnen und die bisherigen-Auffassungen der Grundeinheiten überprüfen zu können. An dieser Stelle werden einige Probleme der Differenzierung diskutiert und durch konkrete Beispiele belegt.

[1] Die Richtigkeit des Namens muss noch nach den von der nomenklatorischen Kom ission d. IVV genähmigten Regeln überprüft werden.

Verbreitung von Eichen-Hainbuchenwäldern in Mitteleuropa

Die geographische Begrenzung von Mitteleuropa wird aus praktischen Gründen annähernd gleich wie für die Florakartierung gewählt. Das Gebiet nimmt folgende Teilareale ein (Abb. 1): 1. den westlichsten Teil Polens

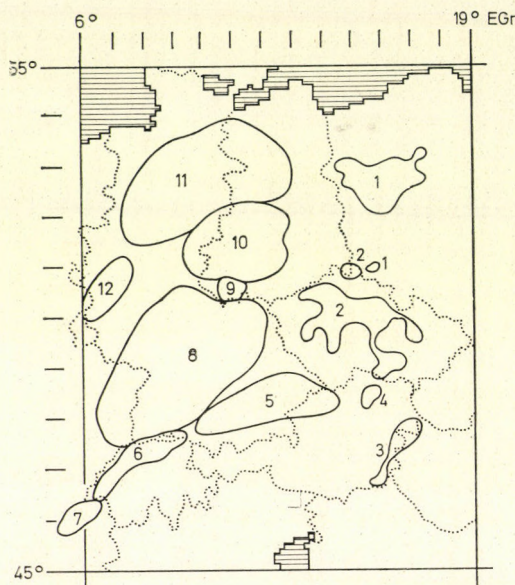



Abb. 1. Verbreitung von Eichen-Hainbuchenwäldern in Mitteleuropa nach publizierten Aufnahmen. 1—12 Teilareale. Erklärung im Text

(Pojezierze, Grosspolen, Góry Kaczawski), 173 Aufnahmen nach dem Material von CELIŃSKI 1965, CELIŃSKI et FILIPEK 1955, KROTOSKA 1953, LIBBERT 1933, PAWŁOW et CZECH 1959, PIOTROWSKA 1950, PREISING 1943, WOJTERSKI 1960, WOJTERSCZY H. et T. 1953, 2. Böhmen, West- und Mittelmähren, 434 Aufnahmen nach dem Material von NEUHÄUSL et NEUHÄUSLOVÁ Ms., 3. Steiermark, Burgenland, 11 Aufnahmen nach dem Material von EGGLER 1958, 1959, 4. Niederösterreich, Alpenostrandgebiet, 61 Aufnahmen nach dem Material von KNAPP 1944c, WAGNER 1967, 5. Oberösterreich, Bayern, 88 Aufnahmen nach dem Material von LINHARD 1964, OBERDORFER 1957, PETERMANN 1970, SEIBERT 1962, STOCKHAMMER 1964, 6. Schweizerisches Mittelland, Nordschweiz, 121 Aufnahmen nach dem Material von BRAUN-BLANQUET 1932, EBERHARDT, KOPP et PASSARGE 1967, ETTER 1943, KUHN 1967, STAMM 1938, 7. SW-Schweiz und das französische Grenzgebiet, 36 Aufnahmen nach dem Material von ETTER et MORIER-GENOUD 1963, TÜXEN et DIEMONT 1936, 8. Baden, Württemberg, NW-Bayern, Hessen, Rheinland-Pfalz, Rand-

gebiete von Vosges, 849 Aufnahmen nach dem Material von FABER 1933, HARTMANN et JAHN 1967, HOFMANN W. 1966, KÜNNE 1969, LAUER 1961, LEIPPERT 1962, MÜLLER TH. 1956, OBERDORFER 1936, 1957, ROCHOW 1951, SEIBERT 1954, ZEIDLER 1953, 9. Thüringisches Schiefergebirge, 12 Aufnahmen nach dem Material von GRÜNEBERG et SCHLÜTER 1957, 10. Thüringen, Harzgebiet und das Grenzgebiet der BRD, 686 Aufnahmen nach dem Material von BORNKAMM et EBER 1967, DIEMONT 1938, KNAPP 1944, a, b, MARSTALLER 1970, MEUSEL 1955, NEUWIRTH 1954, PASSARGE 1953, 1956, PASSARGE et HOFMANN 1968a, SCHLÜTER 1959, 1968, SCHUBERT et KÖHLER 1964, STÖCKER 1965, WEINITSCHKE 1954, WIEDENROTH 1964, WINTERHOFF 1963, 11. SW-Mecklenburg, Niedersächsische Tiefebene, Münsterland und nordwestliches Weserbergland, 708 Aufnahmen nach dem Material von DIEKJOBST 1967, LOHMEYER 1951, 1953, 1967, PASSARGE 1962, 1966, RÖDEL 1970, RUNGE 1940, TÜXEN 1937, 12. Rheinland, 114 Aufnahmen nach dem Material von LOHMEYER 1960, 1970, SAUER 1955.

Die in Abb. 1 angeführten Teilareale repräsentieren zwar nicht eindeutig weder die heutige noch die potentielle Verbreitung von Eichen-Hainbuchenwäldern, sie stellen nur Gebiete dar, wo Eichen-Hainbuchenwälder aufgenommen worden sind. Trotzdem vermitteln sie uns wenigstens in soziologisch intensiv untersuchten Gebieten ein Bild über die Verbreitung der noch heute erhalten gebliebenen Eichen-Hainbuchenwälder.

Standortsverhältnisse von Eichen-Hainbuchenwäldern

Eichen-Hainbuchenwälder wachsen in Mitteleuropa im allgemeinen in Niederungen bis in kollinen Lagen (nur selten kommen sie in Meereshöhen über 500 m vor). Sie sind für Gebiete mit einem milden oder gemässigten bis kontinental getönten Klima kennzeichnend. Die durchschnittlichen Jahresniederschläge bewegen sich zwischen 500 und 750 mm, die mittlere Julitemperatur schwankt zwischen 18—22 °C. Eichen-Hainbuchenwälder vermeiden jedwede extremen Substrate. Am öftesten trifft man sie auf mesotrophen Gesteinen oder Sedimenten, die in braunerdeartige Böden verwittern.[1] Auf Kalkböden weisen sie nur eine enge Standortsamplitude auf, denn sie sind hier in feuchteren Gebieten durch Buchenwälder, in trockeneren durch thermophile oder xerophile Eichenwälder ersetzt. Eichen-Hainbuchenwälder weichen weiter extremen Reliefformen wie steilen Hängen mit unentwickelten Böden oder Schutthalden, felsigen Geländekanten usw. aus.

[1] In Gebieten unter dem Einfluss des atlantischen Klimas sind sie auf mehr oder weniger pseudovergleyte Böden, vor allem durch Buchenwälder, zurückgedrängt.

Sie wachsen auch nicht auf überfluteten Alluvialböden, auf Sickerwasserböden oder dauernd vernässten Standorten. Sie fanden ihre Hauptverbreitung auf ebenen, schwach geneigten oder mässig gewölbten Reliefformen mit tiefem, mehr oder weniger lehmigem frischem und fruchtbarem Boden. Deshalb verschwanden die Eichen-Hainbuchenwälder in der Kulturlandschaft fast vollkommen und erhalten sich bis heute meistens nicht auf typischen Standorten, sondern nur auf solchen, die für eine Urbarmachung oder andere wirtschaftliche Zwecke ungeeignet sind. Deshalb ist die ökologische und dementsprechend auch phytozönologische Charakteristik von Eichen-Hainbuchenwäldern aufgrund der Untersuchung der heutigen Waldreste nur einseitig. Es fehlen auch Modelflächen (man findet in Mitteleuropa keinen »Urwald« mit dieser Gesellschaft) und naturnahe Waldreste stellen im allgemeinen ein Ergebnis langandauernder wirtschaftlicher Beeinflussung dar.

Zusammensetzung der Baumschicht

Wie schon oben erwähnt, findet man in Mitteleuropa kaum natürliche Eichen-Hainbuchenwälder mehr vor. Die Hainbuche konnte sich in natürlichen Wäldern nur in untergeordneten Etagen der Baumschicht oder im Unterwuchs geltend machen. Nur in wärmeren und kontinentalen Gebieten (z. B. Nordostungarn, Siebenbürgen usw.) kann die baumartige Hainbuche mit anderen Holzarten erfolgreich in Wettbewerb treten. Diese östlichen Hainbuchenmischwälder weichen jedoch pflanzensoziologisch von den mitteleuropäischen deutlich ab (sie gehören schon zu einem anderen Unterverbande) und werden an dieser Stelle nicht näher behandelt. Den grössten Bauwert in natürlichen Eichen-Hainbuchenwäldern ist den beiden Eichenarten (*Quercus petraea*[1] im allgemeinen auf trockeneren, *Quercus robur* auf feuchteren Standorten) zuzuschreiben. In Mitteleuropa wachsen oft beide Eichenarten gemeinsam; auch floristisch-soziologische Unterschiede zwischen Beständen mit *Quercus petraea* und *Quercus robur* sind in einigen Teilarealen entweder nicht nachweisbar oder nur sehr schwach ausgeprägt, so dass sie nur mittels Syntaxa niedrigster Rangstufen gewertet werden können. Dagegen spielen in subkontinentalen Gebieten Europas (vgl. *Tilio-Carpinetum* Traczyk 1962, *Querco petraeae-Carpinetum* Soó et Pócs 1957, *Querco robori-Carpinetum* Soó et Pócs 1957, *Carici pilosae-Carpinetum* R. et Z. Neuh. 1964) beide Eichenarten ganz deutlich eine Rolle von Differentialarten grundlegender syntaxonomischer Einheiten. In Gebieten mit subatlantischen Klimaeinflüssen spielte in natürlichen Eichen-Hainbuchenwäldern auch die Buche eine bedeutende Rolle,

[1] Die Nomenklatur der Pflanzentaxa richtet sich nach: ROTHMALER W. (1970): Exkursionsflora von Deutschland. Kritischer Ergänzungsband. Gefässpflanzen. Berlin.

die durch Stubbenwirtschaft zurückgedränkt wurde, jedoch in atlantischen Gebieten noch heute oft tonangebend ist. Von anderen Holzarten kommen in Betracht noch: *Acer pseudoplatanus* (auf Steilhängen, in feuchten Ausbildun-

Tabelle 1

Prozentuelle Vertretung der wichtigsten Holzarten in der Baumschicht in Eichen-Hainbuchenwäldern

Art \ Teilareal	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Carpinus betulus	85	76	82	39	53	86	86	80	59	80	79	64
Quercus robur	83	45	82	64	78	54	72	44	—	50	85	94
Fagus sylvatica	26	16	63	36	5	70	19	69	80	62	55	29
Quercus petraea	13	79	46	31	—	40	50	62	71	60	12	4
Fraxinus excelsior	16	7	9	15	25	62	41	15	17	30	39	10
Picea abies	7	8	73	66	38	34	3	6	50	1	—	—
Acer pseudoplatanus	27	7	36	3	11	43	8	17	63	27	20	5
Tilia cordata	25	31	28	20	22	25	14	25	25	39	7	4
Acer campestre	12	15	63	13	5	26	53	21	—	34	8	1
Pinus sylvestris	9	11	55	57	2	12	8	6	9	—	5	2
Betula pendula	28	16	37	—	30	17	6	10	9	10	8	3
Cerasus avium	—	2	9	20	1	31	41	8	17	13	3	10
Populus tremula	15	6	18	—	2	12	30	6	—	3	—	—
Sorbus torminalis	1	8	9	3	—	9	11	13	—	28	3	—
Ulmus glabra	5	1	19	5	—	9	3	30	9	5	—	—
Alnus glutinosa	13	—	27	—	1	15	11	1	—	1	5	7
Abies alba	2	13	—	36	3	20	—	4	—	—	—	—
Ulmus carpinifolia	27	4	—	2	—	3	33	2	—	2	2	2
Acer platanoides	16	6	—	—	1	8	8	6	9	14	7	—
Tilia platyphyllos	—	5	9	—	2	20	3	4	17	12	2	—
Padus avium	2	—	—	—	22	—	—	—	—	2	1	2
Ulmus laevis	8	—	—	—	11	—	—	—	—	—	1	2
Sorbus aucuparia	2	2	—	2	2	2	—	—	—	2	1	—

gen), *Fraxinus excelsior* (auf schwereren, feuchten Böden und im atlantischen Klimabereich), *Tilia cordata* (in kontinental getönten Gebieten).

Die heutigen Verhältnisse der Baumschicht in Eichen-Hainbuchenwäldern zeigt Tab. 1, wo die prozentuelle Vertretung der wichtigsten Holzarten (gewogene Durchschnitte) nach publizierten Aufnahmen aus einzelnen Teilarealen (s. Abb. 1) angeführt ist. Am häufigsten kommt in der Baumschicht *Carpinus betulus*, jedoch nicht in allen Teilarealen, vor. Eine etwas geringere Vertretung (unter 40%) weist die Hainbuche im niederösterreichischen Teilareal auf, in anderen Gebieten kommt sie immer in mehr als in der Hälfte

der Aufnahmen vor. An zweiter Stelle steht *Quercus robur*, die entweder häufig vorkommt (immer über 40%), oder fehlt (im Thüringischen Schiefergebirge). Fast in allen Teilarealen (ausgenommen Oberösterreich und Bayern) kommt auch *Quercus petraea* vor, wenn auch nur mit niedrigeren Stetigkeitswerten (in den Böhmischen Ländern überwiegt diese Art, im Thüringischen Schiefergebirge ist sie die einzige Eichenart). Auch *Fagus sylvatica* begleitet oft Eichen-Hainbuchenwälder, besonders in subatlantisch getönten und höher liegenden Gebieten. *Fraxinus excelsior* ist in allen Teilarealen vorhanden, ein Maximum ihres Vorkommens liegt auf schweizerischem Gebiet. *Acer pseudoplatanus* und *Cerasus avium* begleiten Eichen-Hainbuchenwälder fast regelmässig im ganzen erforschten Areal. *Tilia cordata* und *Acer campestre* trennen sehr schwach die Teilareale 1 bis 10 ab, sie klingen von SW-Mecklenburg gegen das Rheinland schon deutlich aus. Die Verbreitung von *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, bzw. auch *Betula pendula* in Eichen-Hainbuchenwäldern ist durch anthropogone Massnahmen bedingt, weshalb sie für ihre Differenzierung nicht benützt werden kann. Die weiteren in Tab. 1 angeführten Arten kommen nur relativ selten und sporadisch vor. *Populus tremula* fehlt in den nordwestlichen Teilarealen, auch *Sorbus torminalis* und *Ulmus glabra* kommen meistens mit niedrigen Stetigkeitswerten fast in allen, ausgenommen die nordwestlichsten Teilareale, vor. Keine Gesetzmässigkeit wurde bei *Alnus glutinosa* (in feuchten Ausbildungen fast aller Teilareale), *Ulmus carpinifolia*, *Acer platanoides* und *Tilia platyphyllos* festgestellt. Die Tanne ist im Rahmen ihres Areals an submontane oder bodenfeuchte Ausbildungen gebunden. Sehr sporadisch und selten findet man in mitteleuropäischen Eichen-Hainbuchenwäldern *Padus avium*, *Ulmus laevis* und *Sorbus aucuparia*.

Aufgrund der Zusammensetzung der Baumschicht kann man kaum irgendeine phytozönologische Differenzierung mitteleuropäischer Eichen-Hainbuchenwälder vorschlagen. Nur *Tilia cordata*, *Acer campestre* und *Sorbus torminalis* klingen in den nordwestlichen Teilarealen aus, ohne eine deutliche Gesellschaftsgrenze zu indizieren.

Differenzierung nach Artenzusammensetzung

Die floristische Zusammensetzung der Strauch- und Krautschicht dient als Unterlage für die Unterscheidung enger gefasster Assoziationen im Rahmen des ursprünglichen *Querco-Carpinetum* (*medioeuropaeum*). An dieser Stelle werden nur Möglichkeiten der Differenzierung nach Charakterarten im Sinne von BRAUN-BLANQUETscher Lehre diskutiert. Aus den kompletten synthetischen Tabellen wurden diejenigen Arten ausgewählt, die von verschiedenen Autoren als Charakter- bzw. Differentialarten der Assoziationen betrachtet werden oder die nach dem Tabellenvergleich als solche dienen könnten. Die-

jenigen Arten, die aus rein chorologischen Gründen nur an einige Teilareale gebunden sind (z. B. atlantische Arten wie *Hypericum pulchrum* usw.) und die eine breitere soziologische Amplitude aufweisen, wurden zum Vergleich nicht benützt. Tab. 2 bringt die prozentuelle Vertretung (gewogene Durch-

Tabelle 2

Prozentuelle Vertretung der diagnostisch wichtigsten Arten von Eichen-Hainbuchenwäldern

Art / Teilareal	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Galium silvaticum	**27**	**66**	**54**	**65**	**49**	**26**	**58**	**68**	**63**	**71**	18	6
Stellaria holostea	**55**	**72**	9	8	—	1	3	**67**	**55**	**71**	**66**	**86**
Potentilla sterilis	—	—	—	12	—	**69**	**78**	**20**	—	8	9	**28**
Rosa arvensis	—	—	—	**28**	7	**48**	**86**	**29**	—	—	6	9
Festuca heterophylla	**13**	**42**	**9**	**10**	2	**17**	**30**	**35**	—	**42**	4	—
Ranunculus auricomus	33	19	—	—	2	13	36	22	—	46	21	5
Galium rotundifolium	—	3	—	**66**	5	—	—	—	**34**	1	—	—
Carex umbrosa	—	1	—	**38**	—	**21**	**8**	**32**	—	5	—	—
Melittis mellissophyllum	1	**18**	**27**	**10**	—	**10**	**28**	**6**	—	—	—	—
Sorbus torminalis	1	**27**	—	**15**	1	**6**	**16**	**21**	—	**6**	2	—
Symphytum tuberosum	—	5	—	**64**	13	—	—	5	—	—	—	—
Carex pilosa	—	7	9	8	3	**45**	11	1	—	—	—	—
Prenanthes purpurea	6	2	**37**	—	—	9	—	5	—	—	—	1
Melampyrum nemorosum	7	**21**	—	3	—	—	—	—	—	10	4	—
Poa chaixii	—	—	—	—	—	2	—	**18**	—	11	1	5
Luzula sylvatica	—	—	—	—	1	2	—	3	—	—	—	**14**
Lithospermum purpureo-coeruleum	—	2	—	—	—	—	—	2	—	8	2	—
Lathraea squamaria	8	1	—	—	—	1	—	—	—	1	1	—
Vicia pisiformis	—	4	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—

schnitte) der diagnostisch wichtigsten Arten in mitteleuropäischen Eichen-Hainbuchenwäldern. Bereits aus der Verteilung der hohen Werte des Vorkommens einzelner Arten ersieht man, dass keines der Teilareale durch eindeutige Charakterarten gekennzeichnet ist.

Fast alle Arten weisen eine selbständige und voneinander abweichende quantitative Verteilung in einzelnen Teilarealen auf. *Galium silvaticum* kommt häufig in allen mitteleuropäischen Eichen-Hainbuchenwäldern vor, ausgenommen die nordwestlichsten Teilareale 11 und 12, wo es deutlich ausklingt. *Stellaria holostea* weist zwei deutliche Maxima auf, u. zw. in den polnischen und böhmischen Teilarealen und dann wieder in Südwest- bis Nordwestdeutschland. *Rosa arvensis* und *Carex umbrosa* scheinen ziemlich scharf an die Teilareale 4 bis 8 gebunden zu sein, ähnlich auch *Potentilla sterilis*, die jedoch im Teil-

areal 12 wieder aufkommt. Die drei letztgenannten Arten fehlen oder kommen nur selten im Teilareal 5 (westl. Österreich, Ostbayern) vor, wo auch weitere Arten ausfallen (s. Tab. 2). *Festuca heterophylla* weist eine ähnliche quantitative Verteilung wie *Galium silvaticum* auf, ihre Häufigkeit ist jedoch geringer, *Melittis melissophyllum* und *Sorbus torminalis* zeigen eine ähnliche Verteilung (Teilareal 2 bis 8, ausgenommen 5), wobei die letzte Art plastischer zu sein scheint (ihr Vorkommen weist Lücken und Übergreifen auf). *Ranunculus auricomus* ist unregelmässig in den meisten der Teilareale vertreten und für die floristische Differenzierung mitteleuropäischer Eichen-Hainbuchenwälder ohne Bedeutung. *Galium rotundifolium* tritt häufig im Teilareal 4, bzw. 9 auf; sein Vorkommen ist durch Standortsverhältnisse (innerhalb des Areals dieser Art) zu erklären. Die Arten *Symphytum tuberosum* und *Carex pilosa* treten häufiger nur in chorologisch bedingten Rassen, *Prenanthes purpurea* in ökologisch bedingten Ausbildungen auf. Es ist fraglich, wie man das etwas erhöhte Vorkommen von *Melampyrum nemorosum* in dem böhmischen Teilareal werten kann. Das Optimum dieser Art liegt zwar in Säumen, in kontinentalen Gebieten kommt sie jedoch auch in geschlossenen Beständen vor. *Poa chaixii* ist zwar im Teilareal 8 mit einem höheren Anteil vertreten, ihre Bedeutung scheint jedoch nur lokal zu sein. Auf ähnliche Weise kann man auch *Luzula sylvatica* werten, die in den meisten Teilarealen fehlt oder nur sehr selten vorkommt und nur im Teilareal 12 eine 14% Vertretung erreicht. *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Lathraea squamaria* und *Vicia pisiformis* fehlen in den meisten Teilarealen oder sie weisen nur sehr niedrige Werte auf, so dass ihre Bedeutung eng lokal ist (ökologisch bedingte Ausbildungen oder lokale Gesellschaftstypen).

Im Sinne der Charakterartenlehre könnten als Assoziationscharakterarten nur *Rosa arvensis*, *Carex umbrosa*, bzw. *Potentilla sterilis* (übergreifende Charakterart) betrachtet werden. *Galium silvaticum* scheint eher eine Assoziationsgruppe zu charakterisieren, *Stellaria holostea*, im allgemeinen eine Verbandscharakterart, kann durch ihr Optimum eine atlantische, schwach auch durch *Festuca sylvatica* charakterisierte Assoziation differenzieren. *Festuca heterophylla*, *Melittis melissophyllum* und *Sorbus torminalis* sind wahrscheinlich nur für Assoziationsgruppen kennzeichnend. *Ranunculus auricomus* kann nur als eine Verbandscharakterart betrachtet werden. Die weiteren in Tab. 2 angeführten Arten können entweder geographische Rassen, standörtlich bedingte Ausbildungen oder nur lokal gefasste Assoziationen kennzeichnen.

Wir verzichten in diesem Beitrag auf eine eingehendere syntaxonomische Gliederung mitteleuropäischer Eichen-Hainbuchenwälder, sowie auf einen Vergleich verschiedener Auffassungen (cf. z. B. OBERDORFER 1957, MÜLLER TH. 1967, HARTMANN et JAHN 1967 u. a.). Dazu müssen komplette Tabellen benützt werden, wobei die ganze Artenzusammensetzung zu berücksichtigen wäre.

LITERATUR

1. Bornkamm, R.—Eber, W. (1967): Die Pflanzengesellschaften der Keuperhügel bei Friedland (Kr. Göttingen). Schriftenreihe f. Veget-kde. Bad Godesberg **2,** 135—160.
2. Braun-Blanquet, J. (1932): Zur Kenntnis nordschweizerischer Waldgesellschaften. Beih. bot. Cbl. Dresden **49,** (Festschr. O. Drude): 7—42.
3. Celiński, F. (1965): Fragmenty lasów naturalnych w górach Kaczawskich. Ochr. Przyr., Kraków **31,** 53—76.
4. Celiński, F.—Filipek, M. (1955): Rezerwat „Debina" pod Wagrowcem. Ochr. Przyr. Kraków **23,** 255—282.
5. Diekjobst, H. (1967): Struktur, Standort und anthropogene Überformung der natürlichen Vegetation im Kalkgebiet der Beckumer Berge (Westfälische Bucht). Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westf. **29,** 1—39.
6. Diemont, W. H. (1938): Zur Soziologie und Synoekologie der Buchen- und Buchenmischwälder der nordwestdeutschen Mittelgebirge. Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen **4,** 1—182.
7. Eberhardt, E.—Kopp, D.—Passarge, H. (1967): Standorte und Vegetation des Kirchberamer Waldes im Schweizerischen Mittelland. Veröff. geobot. Inst. Rübel Zürich **39,** 13—134.
8. Eggler, J. (1958): Wiesen und Wälder des Sasstales in Steiermark. Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark Graz **88,** 23—50.
9. Eggler, J. (1959): Wiesen und Wälder im oststeierisch-burgenländischen Grenzgebiet. Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark, Graz **89,** 5—34.
10. Etter, H. (1943): Pflanzensoziologische und bodenkundliche Studien an schweizerischen Laubwäldern. Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen Zürich **23,** 1—132.
11. Etter, H.—Morier-Genoud, P. D. (1963): Etude phytosociologique des forêts du Canton de Genève. Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen Zürich **39,** 117—148.
12. Faber, A. (1933): Pflanzensoziologische Untersuchungen in Süddeutschland. Über Waldgesellschaften in Württemberg. Bibl. bot. Stuttgart **108,** 1—68.
13. Grüneberg, H.—Schlüter, H. (1957): Waldgesellschaften im Thüringischen Schiefergebirge. Arch. Forstwesen Berlin **6,** 861—932.
14. Hartmann, F. K.—Jahn, G. (1967): Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen. I. Stuttgart.
15. Hofmann, W. (1966): Laubwaldgesellschaften der Fränkischen Platte. Eine vegetationskundliche, pflanzengeographische und bodenkundliche Untersuchung. Würzburg.
16. Knapp, R. (1944a): Vegetationsaufnahmen von Wäldern aus dem Raume der mittleren Saale und dem Kyffhäuser. Halle/Saale.
17. Knapp, R. (1944b): Vegetationsaufnahmen von Wäldern des Mitteldeutschen Trockengebietes. Halle/Saale.
18. Knapp, R. (1944c): Vegetationsaufnahmen von Wäldern der Alpenostrand-Gebiete. Teil 5. Eichen-Hainbuchen-Mischwälder (Querceto-Carpinetum). Halle/Saale.
19. Krotoska, T. (1953): Zespoły leśne Parku Natury w Promnie pod Poznaniem. Pr. Komis. biol., Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Poznań **14,** 61—114.
20. Kuhn, N. (1967): Waldgesellschaften und Waldstandorte der Umgebung von Zürich. Veröff. geobot. Inst. Rübel Zürich **40,** 1—83.
21. Künne, H. (1969): Laubwaldgesellschaften der Frankenalb. Dissert. bot. Lehre **2,** 1—177.
22. Lauer, H. (1961): Die Pflanzengesellschaften des Wildsteiner Tales. Mitt. Pollichia, Bad Dürkheim, ser. 3, **8,** (122): 5—100.
23. Leippert, H. (1962): Waldgesellschaften und ihre Böden im Spessart-Rhon-Vorland. Inaugural-Dissert. Würzburg.
24. Libbert, W. (1933): Die Vegetationseinheiten der neumärkischen Staubeckenlandschaft unter Berücksichtigung der angrenzenden Landschaften. 2. Teil. Verh. Prov. Brandenburg **75,** 229—348.
25. Linhard, H. (1964): Die natürliche Vegetation im Mündungsgebiet der Isar und ihre Standortverhältnisse. Festschr. naturwiss. Ver. Landshut Ber. **24,** 7—80.
26. Lohmeyer, W. (1951): Die Pflanzengesellschaften der Eilenriede bei Hannover. Angew. Pflsoziol. Stolzenau/Weser **3,** 1—73.
27. Lohmeyer, W. (1953): Beitrag zur Kenntnis der Pflanzengesellschaften in der Umgebung von Höxter a. d. Weser. Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgem. Stolzenau/Weser **4,** (ser. n.) 59—76.
28. Lohmeyer, W. (1960): Zur Kenntnis der Erlenwälder in den nordwestlichen Randgebieten der Eifel. Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgem. Stolzenau/Weser **8** (ser. n.) 209—221.

29. LOHMEYER, W. (1967): Über den Stieleichen-Hainbuchenwald des Kern-Münsterlandes und einige seiner Gehölz-Kontaktgesellschaften. Schriftenreihe f. Vegetkde. Bad Godesberg **2**, 161—180.
30. LOHMEYER, W. (1970): Über einige Vorkommen naturnaher Restbestände des Stellario-Carpinetum und des Stellario-Alnetum glutinosae im westlichen Randgebiet des Bergischen Landes. Schriftenreihe f. Vegetkde. Bad Godesberg **5**, 67—74.
31. MARSTALLER, R. (1970): Die naturnahen Laubwälder der Wellmisse bei Jena. Arch. Natursch. u. Landschaftsforsch. Berlin **10**, 145—189.
32. MEUSEL, H. (1955): Die Laubwaldgesellschaften des Harzgebietes. Wiss. Z. Univ. Halle ser. math.-natur. **4**, 901—908.
33. MÜLLER, TH. (1966): Die Wald-, Gebüsch-, Saum-, Trocken- und Halbtrockenrasengesellschaften des Spitzberges. In: Der Spitzberg bei Tübingen. Die Natur und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs. **3**, 278—475.
34. MÜLLER, TH. (1967): Die geographische Gliederung des Galio-Carpinetum und des Stellario-Carpinetum in Südwestdeutschland. Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. Karlsruhe **26**, 47—65.
35. NEUHÄUSL, R.—NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ, Z. (1964): Vegetationsverhältnisse am Südrand des Schemnitzer Gebirges. Biol. Pr. SAV Bratislava **10**, 1—77.
36. NEUWIRTH, G. (1954): Die Waldgesellschaften des Fallsteins. Wiss. Z. Univ. Halle ser. math.-natur. **3**, 929—946.
37. OBERDORFER, E. (1936): Bemerkenswerte Pflanzengesellschaften und Pflanzenformen des Oberrheingebietes. Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. Karlsruhe **1**, 49—88.
38. OBERDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziologie Jena **10**, 1—564.
39. PASSARGE, H. (1953): Waldgesellschaften des mitteldeutschen Trockengebietes. Arch. Forstwesen. Berlin **2**, 1—58.
40. PASSARGE, H. (1956): Die Wälder von Magdeburgerforth (NW-Fläming). In: Wiss. Abh. Berlin No. **18**, 1—112.
41. PASSARGE, H. (1962): Waldgesellschaften des Eichenwaldgebietes von SW-Mecklenburg und der Altmark. Arch. Forstwesen. Berlin **11**, 199—241.
42. PASSARGE, H. (1966): Waldgesellschaften der Prignitz. Arch. Forstwesen. Berlin **15**, 475—504.
43. PASSARGE, H.—HOFMANN, G. (1968): Zur soziologischen Gliederung nordmitteleuropäischer Hainbuchenwälder. Feddes Repert. Berlin **78**, 1—13.
44. PAWŁOW, M.—CZECH, L. (1959): Zespoły leśne wroczyska Nowy Las pod Czerniejewem. Zesz. nauk. Uniw. A. Mickiewicza. Poznań Biol. **2**, 27—78.
45. PETERMANN, R. (1970): Montane Buchenwälder im Westbayerischen Alpenvorland zwischen Iller und Ammersee. Dissert. bot. Lehre **8**, 1—227.
46. PIOTROWSKA, H. (1950): Materiały do znajomości szaty leśnej Wielkopolskiego Parku Narodowego. Pozn. Tow. Przyj. Nauk Poznań **2**, 109—141.
47. PREISING, E. (1943): Die Waldgesellschaften des Warthe- und Weichsellandes. Arb. Zentralstelle f. Vegetkartierung d. Reiches. Ms. vervielf.
48. ROCHOW, M. (1951): Die Pflanzengesellschaften des Kaiserstuhls. Pflanzensoziologie Jena **8**, 1—140.
49. RÖDEL, H. (1970): Waldgesellschaften der Sieben Berge bei Alfeld und ihre Ersatzgesellschaften. Dissert. bot. Lehre **7**, 1—144.
50. RUNGE, F. (1940): Die Waldgesellschaften des Innern der Münsterschen Bucht. Abh. Landesmus. Naturk. Prov. Westfalen. Münster **11**, 1—71.
51. SAUER, E. (1955): Die Wälder des Mittelterassengebietes östlich von Köln. Decheniana. Bonn Beih. **1**, 1—186.
52. SCHLÜTER, H. (1959): Waldgesellschaften und Wuchsbezirksgliederung im Grenzbereich der Eichen-Buchen- zur Buchenstufe am Nordwestabfall des Thüringer Waldes. Arch. Forstwesen. Berlin **8**, 427—493.
53. SCHLÜTER, H. (1968): Zur systematischen und räumlichen Gliederung des Carpinion in Mittelthüringen. Feddes Repert. Berlin **77**, 117—141.
54. SCHUBERT, R.—KÖHLER, H. (1964): Vegetationskundliche Untersuchungen in der mitteldeutschen Ackerlandschaft. Wiss. Z. Univ. Halle **5**, 3—51.
55. SEIBERT, P. (1954): Die Wald- und Forstgesellschaften im Graf Görtzischen Forstbezirk Schlitz. Angew. Pflsoziol. Stolzenau/Weser **9**, 1—63.
56. SEIBERT, P. (1962): Die Auenvegetation an der Isar nördlich von München und ihre Beeinflussung durch den Menschen. In: Landschaftspflege u. Vegetkde. München **3**, 1—124.
57. SOÓ, R. (1970): Aufzählung der Assoziationen der ungarischen Vegetation nach den

neueren zönosystematisch-nomenklatorischen Ergebnissen. Acta bot. Acad. Sci. hung. Budapest **17**, 127—179.

58. Stamm, E. (1938): Die Eichen-Hainbuchen-Wälder der Nordschweiz. Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz Bern **22**, 1—163.
59. Stöcker, G. (1965): Vorarbeit zu einer Vegetationsmonographie des Naturschutzgebietes Bodetal, II. Waldgesellschaften. Wiss. Z. Univ. Halle ser. math.-natur. **14**, 505—561.
60. Stockhammer, G. (1964): Die pflanzensoziologische Kartierung des Gemeindengebietes Linz-Donau. In: Linzer Atlas. Linz H. **4**, Pflsoziol. Karte, p. 1—151.
61. Traczyk, T. (1962): Materiały do geograficznego zróznicowania grądów w Polsce. Acta Soc. Bot. Polon. Warszawa **31**, 275—304.
62. Tüxen, R. (1937): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen. Hannover **3**, 1—170.
63. Tüxen, R.—Diemont, W. H. (1936): Weitere Beiträge zum Klimaxproblem des westeuropäischen Festlandes. Mitt. naturwiss. Ver. Osnabrück 1936: 131—184.
64. Wagner, H. (1967): Die Waldgesellschaften des Manhartsberges in Niederösterreich. Cbl. ges. Forstwesen. Wien **84**, 365—382.
65. Weinitzschke, H. (1954): Die Waldgesellschaften des Hakel. Wiss. Z. Univ. Halle ser. math.-natur. **3**, 947—978.
66. Wiedenroth, E.-M. (1964): Vegetationsuntersuchungen im Parthegebiet, ein Beitrag zur Kenntnis des Landschaftshaushaltes Nordwestsachsens. Wiss. Z. Univ. Halle, ser. math.-natur. **5**, 53—107.
67. Winterhoff, W. (1963): Vegetationskundliche Untersuchungen im Göttinger Wald. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, cl. math.-phys. No. **2**, (1962) 21—79.
68. Wojterski, T. (1960): Lasy liściaste dorzecza Mogilnicy w zachodniej Wielkopolsce. Pr. Komis. biol., Pozn. Tow. Przyj. Nauk. Poznań **23**, 1—231.
69. Wojterszcy, H. et T. (1953): Roślinność Dzewiczej góry pod Poznaniem. Pr. Komis. biol. Pozn. Tow. Przyj. Nauk Poznań **14**, 113—240.
70. Zeidler, H. (1953): Waldgesellschaften des Frankenwaldes. Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgem. Stolzenau/Weser **4**, (ser. n.) 88—109.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1–4), pp. 235–253 (1973)

DIE GLIEDERUNG DER EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII-GESELLSCHAFTEN AM BEISPIEL SÜDDEUTSCHER VEGETATIONS-AUFNAHMEN

Von

E. OBERDORFER

(FREIBURG I. BR.)

(Eingegangen am 1. Januar 1973)

On the basis of the characteristic species, the centre of distribution of the plant communities comprising the class *Epilobietea angustifolii* lies on fresh, loose, humic soils with good nutrient supply, especially in forest swaths and on the clearings of submontane and montane region associations. They are less frequent and expressed in the habitats of *Carpinion*, *Quercetalia robori-petraeae*, *Vaccinio-Piceetalia* or *Quercetalia pubescenti-petraeae*. In addition to their occurrences in forests, they may spearhead re-forestation in habitats established by culture. Three stadia can be distinguished: 1. *Epilobion* and *Atropion communities* dependent on an active mobilization of nutrient supply and thus not always realized in the process of reforestation, 2. The low *Senecio fuchsii* associations of the *Sambuco–Salicion* group, and the *Rubus* shrubs, 3. The high "pre-forest" shrubs with *Sambucus nigra*, *S. racemosa*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*. The *Epilobetea* is to be assigned correctly between the *Trifolio-Geranietea* and the *Betulo-Adenostylete*. The enumeration of associations from South-Germany is given on page 250–251.

Das Verfahren, die Vegetation auf der Grundlage der floristischen Verwandtschaft and der Charakterarten (Kennarten) zu gliedern, hat sich infolge seiner Logik und gedanklichen Klarheit für die theoretische wie die praktische Vegetationskunde als ausserordentlich fruchtbar erwiesen.

Nach dem Ausbau der von SCHROETER, GRADMANN u. a. begründeten Methodik durch BRAUN-BLANQUET, vor allem auch in der Auseinandersetzung mit anderen Betrachtungsweisen (DU RIETZ, GAMS, E. SCHMID) hat sich diese Arbeitsweise nach dem ersten Weltkrieg gleichsam wie ein Lauffeuer über Europa ausgebreitet. In jedem Land fanden sich Vorkämpfer und eine Schar von Schülern, die mit grosser Begeisterung an die Arbeit gingen.

Zu den Wegbereitern der erste Stunde gehörte in Ungarn Soó, dem wir heute diese Studie widmen dürfen. Er hat mit unbeirrbarer Konsequenz am Ausbau eines Vegetationssystemes für sein Land gearbeitet.

Inzwischen nämlich droht der immer breitere Strom der Arbeitsergebnisse und Erkenntnisse auszuufern, und es scheint notwendig, sich von Zeit zu Zeit auf die Grundlagen zu besinnen. — Ohne Not werden höhere Einheiten geschaffen und mit viel Scharfsinn begründet, gleichsam als ob es sich um »Wahrheiten« handele wo, es doch nur um die Zweckmässigkeit und Brauchbarkeit von Begriffen geht, bei deren Umgrenzung der Übersichtlichkeit willen die einfachste noch mögliche Zuordnung die beste ist. Ohne Not wird die Folgerichtigkeit der Methode durch Einführung des Formationsbegriffes aufgeweicht, wodurch Vegetationseinheiten auseinandergerissen werden, die floristisch und ökologisch zusammengehören. Ein System auf floristischer Grundlage ist etwas anderes als ein solches auf der Grundlage der Lebensformen. Ein Formationssystem kann, aber braucht sich nicht mit einemflorenstatistisch ermittelten System zu decken.

Ganz ähnliche Divergenzen ergaben sich in Publikationen der letzten Jahre in der systematischen Beurteilung der Schlagflur-Gesellschaften, die man unabhängig von der Physiognomie, auch unabhängig vom Fundort, der nicht immer ein »Kahlschlag« zu sein braucht, allein aufgrund einer verbindenden Artengruppe in der Klasse der *Epilobetea angusti-*

folii Tx. et Prag. 1950 zusammenfasste. Man will die Vorwaldgesellschaften wegen ihrer Lebensform zu den Gebüschen der *Prunentalia* stellen, obwohl sie floristisch wenig damit zu tun haben, man will die *Atropion*-Gesellschaften ohne Rücksicht auf die *Epilobetea*-Artengruppe zu den ruderalen *Artemisietea* ziehen, u. a. m. Eine Zusammenstellung von altem und neuen Aufnahmematerial, wobei ich das Neue noch nicht veröffentlichte vor allem Herrn Dr. TH. MÜLLER (Ludwigsburg) verdanke, für eine Neubearbeitung der »Süddeutschen Pflanzengesellschaften« gab Gelegenheit die Fragen der *Epilobietea*-Systematik erneut zu prüfen. Dazu kamen ein paar Jahre intensiver und kritischer Geländebeobachtung.

Über das Ergebnis dieser Studien sei hier kurz berichtet, wobei ich mich mit dem Altmeister der ungarischen Pflanzensoziologie Soó einig weiss, für die Begriffsbildung allein den der Natur selbst innewohnenden Massstab floristischer Ähnlichkeit und Differenzierung anzulegen. Wenn dabei durch gründlicher als bisher vorgenommener Beobachtung der Pflanzengesellschaftung und damit verbundener feinerer Aufnahme im Gelände die eine oder andere Vegetationseinheit neu auftaucht oder anders umrissen wird als früher, so haben diese induktiv erarbeiteten Begriffe nichts mit der oben mit Sorge betrachteten Ausuferung und Inflation des pflanzensoziologischen Systemes zu tun.

Nun ist allerdings die Assoziationsfassung bei allen labilen und in rascher Umwandlung begriffenen Gesellschaften, und um solche handelt es sich bei den *Epilobetea*, nicht einfach und oft umstritten, vor allem wenn die Entwicklungsphasen von zwar mengenmässig stark hervortretenden, aber nicht eigentlich gesellschaftstreuen Arten gebildet werden. Es ist das Verdienst PFEIFFERS (1936) gezeigt zu haben, dass es im Zuge der Wiederbesiedlung von Waldblössen trotz rasch sich wandelnder Bilder eine Gruppe charakteristischer Arten gibt, die (wie übrigens auch bei manchen anderen Pioniergesellschaften) doch den Assoziationsbegriff anzuwenden erlauben. Anders als bei den stabilen Gesellschaften müssen aber bei der Herausarbeitung dieser Kennarten doch Menge und Vitalität berücksichtigt werden. Eine Schwierigkeit für die Fassung der Assoziationen liegt auch darin, dass die Vegetationsentwicklung auf ein und derselben Schlagfläche trotz ähnlicher Bodenverhältnisse ganz unterschiedlich verlaufen kann. Nicht immer ist der Standortsraum Schlagfläche identisch mit einer Schlaggesellschaft der *Epilobetea*. Oft fehlt eine solche Gesellschaft ganz oder wir finden sie ausserhalb des Waldes in Steinbrüchen oder auf Rohböden im Siedlungsbereich. Oft fällt auch das erste Stadium der Wiederbewaldung, eine *Epilobion*- oder *Atropion*-Gesellschaft ganz aus, oder sie ist kleinflächig nur da entwickelt, wo Reisig oder Rindenabfälle lagern oder gebrannt wurde, während sich daneben sofort der Himbeerschlag entwickelt. Häufig sind die Gesellschaften der ersten Besiedlungsgruppe auch nur angedeutet und können ohne Kennarten oder wenigstens Differentialarten gar nicht einer bestimmten Assoziation des *Epilobion* oder *Atropion* zugeordnet werden. Man kann dann z. B. nur von einer »*Cirsium*-Gesellschaft« (*Atropetalia*) sprechen. Nur selten ist das klassische Schema verwirklicht, das vom *Atropa*- oder *Epilobium angustifolium*-Schlag, gegebenenfalls über eine terminale *Calamagrostis epigeios*-Vergrasungs-Phase dieser Assoziationen über das *Rubetum idaei* zum *Salix caprea*- oder *Sambucus racemosa*-Vorwald führt. Um eine Vorstellung von dem Nebeneinander, dem Überspringen und Ineinandergreifen in der Abfolge der *Epilobietea*-Gesellschaften zu geben, seien vorweg in einem Schema die Entwicklungsbeziehungen dargestellt, die sich zwischen den einzelnen in Süddeutschland ermittelten Assoziationen ergeben.

Immer bedarf es einer genauen Erhebung der Geschichte einer Waldblösse oder Waldauflichtung, um die Abgrenzung der Gesellschaften richtig verstehen zu können.

Eine weitere Schwierigkeit für die Fassung der Assoziationen ergibt die immer wieder beobachtete Tatsache, die auch in den Tabellen ihren Niederschlag findet, dass schon in den zuerst ankommenden, kurzlebigen Schlagvergesellschaftungen verholzende Arten z. B. der Gattung *Rubus* oder Jungwuchs der Vorwald-Sträucher ankommen. Umgekehrt sind auch im letzten Entwicklungsstadium, in der Gruppe der *Sambucus* oder *Salix caprea*-Vorwaldgebüsche selbst die Arten des ersten Stadiums immer noch mehr oder weniger präsent. Man könnte dabei natürlich von zwei oder drei Lebensformen-Schichten sprechen, die sich in raschem Crescendo übereinander lagern. Aber eine solche deduktive Zergliederung entspricht nicht dem florenstatistischen Prinzip unserer Methode.

Unsere Beobachtungen führen vielmehr zu dem Schluss, dass eine tiefgreifende Aufspaltung der *Epilobietea angustifolii* in höhere Einheiten oder gar in zwei Klassen nicht möglich ist. Auch die Endstadien der Schlagenentwicklung sind ihrer Florenidentität nach den Anfangstadien auf das nächste verwandt. Da verholzende Arten schon in den ersten Phasen der Wieder-

bewaldung ankommen, können die *Epilobetea* in der Hierarchie der höheren Vegetationseinheiten ferner unmittelbar in die Nachbarschaft der Wälder und Gebüsche gerückt werden. Insbesondere bestehen nicht nur strukturelle und ökologische, sondern auch floristische Beziehungen zu den *Betulo-Adenostyletea*, die vor allem in den subalpinen Wald-Kontaktzonen regelmässig Arten wie *Epilobium angustifolium*, *Rubus idaeus* oder *Digitalis grandiflora* enthalten. Sowieso liegt das Optimum der *Epilobietea* in der montanen Stufe Europas. Ähnliche Strukturverwandschaften ergeben sich auch mit den *Trifolio-Geranietea*. Wir möchten deshalb vorschlagen, die *Epilobetea angustifolii* im System der höheren Vegetationseinheiten vor die *Betulo-Adenostyletea* und hinter die *Trifolio-Geranietea* einzuordnen.

Zur Grundstruktur aller *Epilobietea*-Gesellschaften gehört schliesslich, dass sie neben den Kennarten, deren wichtigste *Epilobium angustifolium*, *Rubus idaeus*, *R. fruticosus* div. spec., *Fragaria vesca* u.a. (Vgl. Tab. 1 und 2) sind, in allen Stadien eine Gruppe nitrophiler Arten aus dem Verband der Waldsaum- und Waldunkraut-Gesellschaften des *Geo-Alliarion* enthalten (so wie umgekehrt der nitrophile Waldsaum auch stets einzelne *Epilobietea*-Arten enthält). Die Stärke dieser Gruppe wechselt mit dem Wasser- und Nährstoff-Angebot der Standorte. Sie ist besonders kräftig vertreten bei den Gesellschaften des *Atropion*-Verbandes, sie fehlt aber auch nicht den *Epilobion*- oder *Sambuco-Salicion*-Kombinationen. Es besteht deshalb, sowie angesichts der spezifisch verbindenden *Epilobetea*-Arten kein Anlass die Assoziationen des *Atropion*, wie schon vorgeschlagen oder schon geschehen, bei den *Galio-Convolvuletalia* einzuordnen.

1. Stadium, Gruppe der Epilobion- und Atropion-Gesellschaften (*Atropetalia Vlieger* 37), Tab. 1

Einen Überblick der *Epilobion*- und *Atropion*-Gesellschaften Süddeutschlands vermittelt die Tabelle 1. Sie zeigt, dass sich gerade im ersten Entwicklungs-Anlauf eine durch Kennarten gut ausgezeichnete Gruppe von Assoziationen ergibt, im Gegensatz zu den späteren Stadien, in denen nur noch die optimalen Wellen einzelner Arten die Richtschnur für die Charakterisierung und Abgrenzung der Assoziationen abgeben können.

Auf basenarmen, mässig nährstoffreichen und frischen Böden kommt zunächst das *Epilobietum angustifolii* an, das als Grundassoziation im Sinne Rübels weiter gefasst wurde als das *Senecioni-Epilobietum angustifolii* Tx. 37, da die Gesellschaft häufig ohne *Senecio sylvaticus* auftritt und diese Art umgekehrt vor allem auf Brandflächen sehr kräftig auch im *Atropetum* vertreten sein kann. Zum *Epilobietum angustifolii* Rüb. 33 möchten wir auch (als geographische Rasse) das *Corydali- Epilobietum* Hülb. et Tx. 68 stellen, da *Corydalis claviculata* keine spezifische *Epilobietea*-Art ist. Übrigens gibt es

auf Sandstandorten auch reine *Senecio sylvaticus*-Gesellschaften ohne *Epilobium angustifolium* (vgl. PHILIPPI, 1971), die man als verarmtes *Epilobietum*, aber natürlich auch als »*Senecionetum sylvatici*« fassen kann.

Im Westen Deutschlands, vom Rheinischen Schiefergebirge bis zum Schwarzwald werden die *Epilobium angustifolium*-Schläge durch *Digitalis*

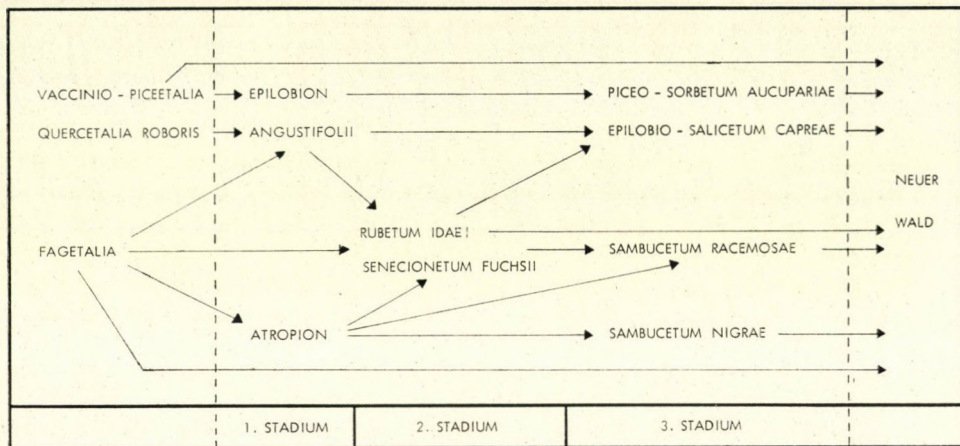



Abb. 1

purpurea bereichert, die als Kennart die Artenverbindung auf jeden Fall in den Rang einer eigenen Assoziation hebt.

Im ganzen ist der *Epilobion angustifolii*-Verband dem *Atropion*-Verband gegenüber nur negativ charakterisiert und eindeutig lediglich an einer Gruppe säureliebender Differentialarten, wie *Carex pilulifera*, *Rumex acetosella* oder *Holcus mollis* zu erkennen. Es war deshalb gar nicht so abwegig, wenn BRAUN-BLANQUET, 1930 in einem *Atropion* und SOÓ 1933 im *Epilobion angustifolii* die ärmeren *Epilobium angustifolium*-Gesellschaften mit den reicheren *Atropa*-Gesellschaften in einem Verbande zusammengefasst haben. Zweifellos hat aber die von TÜXEN 1950 vorgeschlagene Aufgliederung in zwei Verbände einige heuristische Vorteile. Nur werden dann die alten Begriffe doppelsinnig, weshalb TÜXEN 1950 das *Atropion* in *Fragarion vescae* unbenannt hat. Da aber *Fragaria vesca* keinen eindeutigen Schwerpunkt im *Atropion* hat, vielmehr eine Ordnungs- und Klassen-Kennart der Schlag- und Vorwaldgesellschaften darstellt, andererseits BRAUN-BLANQUET 1930 und nach ihm AICHINGER 1933 unter *Atropion* vor allem das *Atropetum* verstanden hat, haben wir 1957 vorgeschlagen die alten Begriffe zu emendieren (*Atropion belladonnae* Br.-Bl. 30. em. Oberd. 57). Danach müsste das *Epilobion angustifolii* Tx. 50 auch richtiger *Epilobion angustifolii* Soó 33 em. Tx. 50 heissen.

Tabelle 1

Die Assoziationen des Epilobion angustifolii- und des Atropion-Verbandes (Süddeutschland)

Verband	*Epilobion*			*Arropion*		
Assoziation Nr. Zahl der Aufnahmen Seehöhe, m	1 21 300–1200	2 12 110–1200	3 4 100–970	4 10 300–730	5 285 230–930	6 28 650–1130
Ass.-u. Verb.-Kenn-u. Trenn-Arten:						
Digitalis purpurea	**100**	.	.	30	.	.
D *Carex pilulifera*	43	46	.	.	1	.
D *Galium harcynicum*	24	2	.	.	.	.
D *Holcus mollis*	19	54	50	.	3	.
D *Rumex acetosella*	24	39	25	.	.	.
Calamagrostis arundinacea	.	15	100	.	2	.
Digitalis grandiflora	.	.	**100**	.	.	.
Digitalis lutea	.	.	.	**100**	.	.
Epilobium lamyi	.	.	.	20	.	.
Atropa belladonna	10	.	.	50	28	23
Arctium nemorosum	.	.	.	.	1	**100**
Stachys alpina	.	.	.	.	6	62
D *Stachys sylvatica*	.	.	.	.	22	**54**
Bromus ramosus	.	2	.	.	33	81
Hypericum hirsutum	.	.	.	.	45	38
Verbascum nigrum	.	.	.	.	9	35
D *Sambucus ebulus*	.	.	.	30	4	8
D *Verbascum lychnitis*	.	.	.	10	4	.
Ordn.-u. Klass. Kennarten:						
Epilobium angustifolium	71	**97**	50	40	49	15
Fragaria vesca	24	9	100	30	83	96
Rubus idaeus	81	51	75	50	79	88
Sambucus racemosa	57	12	25	30	13	27
Rubus fruticosus coll.	14	63	25	20	34	4
Cirsium vulgare (ssp. *sylvaticum*)	14	5	50	60	60	81
Gnaphalium sylvaticum	24	51	50	20	12	.
Senecio sylvaticus	67	54	50	20	22	.
Salix caprea	24	34	25	.	18	11
Senecio fuchsii	10	38	.	20	31	92
Verbascum thapsus	19	.	.	40	18	23
Myosotis arvensis var. *silvestris*	10	.	.	10	3	27
Carex muricata coll.	.	3	25	10	29	.
Sambucus nigra	10	2	.	10	19	50
Centaurium minus	.	26	.	.	10	.
Myosotis sylvatica	.	1	.	.	1	.

Tabelle 1 Fortsetzung

Verband	Epilobion			Atropion		
Assoziation Nr. Zahl der Aufnahmen Seehöhe, m	1 21 300–1200	2 12 110–1200	3 4 300–970	1 10 300–730	5 285 230–930	6 28 650–1130
Bezeichnende Begleiter:						
Dactylis glomerata	10	21	25	10	84	88
Hypericum perforatum	29	56	50	70	79	77
Epilobium montanum	24	55	50	40	81	73
Scrophularia nodosa	19	31	50	40	67	50
Galeopsis tetrahit	14	71	25	60	77	77
Solidago virga-aurea	10	35	25	30	44	50
Torilis japonica	10	2	25	10	23	35
Lapsana communis	24	1	25	30	20	27
Cirsium palustre	10	53	25	10	70	35
Hieracium sylvaticum	19	4	25	30	1	35
Linaria vulgaris	5	4	50	20	3	4
Cirsium arvense	5	5	50	20	78	77
D *Eupatorium cannabinum*	5	11	.	40	83	69
Senecio viscosus	5	30	50	40	7	.
Taraxacum officinale	19	18	25	.	46	81
Moehringia trinervia	14	13	.	20	19	31
Ajuga reptans	10	2	.	10	48	62
Urtica dioica	20	2	.	.	28	77
Galium aparine	.	1	10	.	25	54
Geranium robertianum	.	1	.	10	.	58
Mycelis muralis	29	30	.	10	38	58
Luzula multiflora	14	4	25	10	1	.
Agrostis tenuis	43	79	75	10	26	.
Veronica officinalis	52	26	50	50	7	.
Teucrium scorodonia	14	26	50	60	2	.
Sarothamnus scoparius	24	5	25	30	.	.
Anthoxanthum odoratum	24	38	50	20	.	.
Juncus effusus	28	53	25	20	44	.
Carex leporina	33	38	25	.	12	.
Carex pallescens	33	21	.	.	12	.
Betula pendula	24	17	.	10	3	.
Populus tremula	5	9	50	.	1	.
Calamagrostis epigeios	10	25	.	.	15	.
Euphorbia cyparissias	.	2	25	.	7	.
Vicia sepium	.	.	50	.	45	77
Galium album	.	.	25	.	6	23

Tabelle 1 Fortsetzung

Verband	Epilobion			Atropion		
Assoziation Nr.	1	2	3	4	5	6
Zahl der Aufnahmen	21	112	4	10	285	28
Seehöhe. m	300—1200	110—1200	300—970	300—730	230—930	650—1130
D *Cirsium oleraceum*	.	1	.	.	25	58
D *Angelica sylvestris*	.	.	.	.	37	50
Sonstige Begleiter:						
Prenanthes purpurea	24	21	25	10	9	46
Luzula albida	71	82	50	30	35	11
Poa nemoralis	33	4	25	70	29	23
Deschampsia flexuosa	62	71	.	30	9	.
Betula pendula	24	17	.	10	3	.
Populus tremula und zahlreiche andere Arten	5	9	50	.	1	.

Erläuterungen zu Tabelle 1:
Die Tabelle stellt nur eine Teiltabelle dar. Die vollständigen Arten-Angaben sollen an anderer Stelle erfolgen, ebenso wie die Darstellung der verschiedenen Ausbildungsformen der Assoziation (Subassoziationen, Varianten), die in den einzelnen Spalten zusammengefasst werden.
Unter den »Bezeichnenden Begleitern« werden licht- oder stickstoffliebende, sowie vernässungsanzeigende Pflanzen verstanden, die durch die Freistellung auf der Schlagfläche begünstigt werden, ohne Kennarten der *Epilobietea* zu sein.
D = Trennarten (Differentialarten) der Assoziation oder des Verbandes
Die Stetigkeit wird in Prozentzahlen angegeben!
1 : *Epilobio-Digitalietum purpureae* nach Aufnahmen aus dem Schwarzwald und dem Taunus, von Oberdorfer, Korneck und König
2 : *Epilobietum angustifolii* nach Aufnahmen aus dem Oberrheintal, dem Kaiserstuhl, dem Schwarzwald, dem Neckargebiet, dem Schwäbischen Wald, dem Jura, der Oberpfalz, dem Alpenvorland sowie aus den Brechtesgadener Alpen von Görs, Korneck, Lippert, Lutz, Th. Müller, Oberdorfer und M. v. Rochow.
3 : *Calamagrostio-Digitalietum grandiflorae* nach Aufnahmen aus dem Pfälzer Wald, dem Südschwarzwald und der Oberpfalz von Lutz, K. Müller u. Oberdorfer.
4 : *Digitalietum luteae* nach Aufnahmen aus den Südschwarzwald und der Nordpfalz (Glantal) von Korneck und Oberdorfer.
5 : *Atropetum belladonnae* nach Aufnahmen aus dem Kaiserstuhl, dem Neckargebiet, dem Taubergrund, dem Schwäbischen Wald, dem Schwäbischen Jura, dem Alpenvorland sowie den Berchtesgadener Alpen von Görs, Korneck, G. Lang, Lippert, Lutz, Th. Müller, Oberdorfer u. M. v. Rochow.
6 : *Arctietum nemorosi* nach Aufnahmen aus dem Schwäb.-badischen Jurazug, aus der Baar (Wutachgebiet) und von Bodensee von Th. Müller und Oberdorfer.
Das *Epilobio-Digitalietum purpureae* umfasst neben der reinen Ausbildung mit einer *Cirsium*-Variante eine Subassoziation mit *Juncus effusus* (*Epilobio-Digitalietum juncetosum effusi*) mit einer *Calamagrostis epigeios*-Variante.
Das *Epilobietum angustifolii* umfasst neben der reinen Ausbildung mit einer *Calamagrostis arundinacea*-Variante eine Subassoziation mit *Juncus effusus* (*Epilobietum juncetosum effusi*) mit einer *Calamagrostis epigeios*- und einer *Carex brizoides*-Variante, sowie eine Subassoziation mit div. *Cirsium*-Arten (*Epilobietum cirsietosum*) mit einer *Juncus effusus*- und einer *Calamagrostis arundinacea*-Variante.
Das *Atropetum belladonnae* muffasst neben der reinen Ausbildungsform eine Subassoziation mit *Juncus effusus* (*Atropetum juncetosum effusi*) mit einer *Calamagrostis epigeios*- und einer *Carex brizoides*-Variante.
Das Material enthält im übrigen zahlreiche Aufnahmen, die zwar ohne *Atropa*, aber durch die Verbands-Kennarten und die sonstige Begleitflora als *Atropetum belladonnae* (verarmtes *Atropetum*) angesprochen werden können. Sie sollten unseres Erachtens mit in die Synthese des Assoziationsbegriffes einbezogen werden.

Eine Übergangstellung zwischen *Epilobion* und *Atropion* nehmen die *Digitalis grandiflora*-und *D. lutea*-Gesellschaften ein. Sie sind leider noch wenig belegt und bereiten in ihrer Fassung auch deshalb einige Schwierigkeiten, weil beide *Digitalis*-Arten, im Gegensatz zu *D. purpurea*, ausdauernde Arten sind, und imBereich ihres Vorkommens im Ei nzelstand überall in Waldlücken, Waldsäumen oder lichten grasreichen Wäldern selbst vorkommen. Eine Massenentwicklung und optimale Entfaltung erleben sie aber in Verbindung mit *Epilobetea*-Arten im zweiten oder dritten Jahr nach einer Waldauflichtung und plötzlicher Freistellung. Das haben zahlreiche Beobachtungen wiederholt gezeigt.

Dabei muss das *Calamagrostio-Digitalietum grandiflorae*, eine osteuropäische, sommerwärmeliebende Gesellschaft basenreicher aber meist kalkarmer Böden noch zum *Epilobion angustifolii* gestellt werden, während das anspruchsvollere *Digitalietum luteae* bereits zum *Atropion* gehört. Es ist von südosteuropäischer Verbreitung und damit an die wintermilden Gebiete des südwestlichen und westlichen Deutschland gebunden.

Zum *Atropion* im engeren Sinne zählen das *Atropetum belladonnae* und das *Arctietum nemorosi* auf frischen, nährstoff- und basenreichen Böden mit reicher nitrophiler Begleitflora. Die insgesamt reichere Artengarnitur ermöglicht es auch besser als bei den Epilobieten häufige Vegetationsbilder ohne *Atropa*, aber mit *Atropion*-Verbandskenn- und trennarten noch als verarmtes *Atropetum* anzusprechen. *Atropa belladonna* wird wie *Senecio sylvaticus* durch Brandvorgänge auf den Waldblössen stark begünstigt.

Fallen lassen aber muss man-wie schon TÜXEN 1950 vermutete, endgültig den Begriff des *Calamagrostietum epigeios* Jurasc. 28, da sich *Calamagrostis epigeios*, insbesondere auf sandigen, wechselfrischen Böden als fazielle Ausbildung in einer späteren Entwicklungsphase sowohl mit dem *Epilobietum*, als auch mit dem *Atropetum* verbinden kann. Es tritt überall da in Erscheinung, wo sich der rasche Übergang zu den Rubeten oder Sambuceten verzögert.

2. Stadium: Gruppe der Senecio fuchsii- und Rubus idaeus-Gesellschaften (Sambuco-Salicion Tx. 50), Tab. 2

Im allgemeinen werden die ersten Wiederwaldungsstadien sehr rasch von den von vorneherein gegenwärtigen verholzenden *Rubus*-Arn, von *Salix caprea* oder den *Sambucus*-Arten abgelöst. Es entwickeln sich Gesellschaften von grösserer Stabilität und längerer Lebensdauer mit denen sich das anfänglich meist schnelle Tempo der Entwickelung merklich verlangsamt. Als eine Art von Dauerstadium begleiten diese Vegetationsbilder deshalb sehr oft auch die Waldfahr- oder Wanderwege oder sonst in der Waldverjüngung gehemmte Waldlücken. Die Artenkombinationen werden durch das mengen-

Tabelle 2

Die Assoziationen des Sambuco-Salicion capreae-Verbandes (Süddeutschland)

Assoziation Nr. Zahl der Aufnahmen Seehöhe, m	1 48 380–1200	2 87 100–1150	3 46 200–1000	4 4 300–800	5 18 800–1200	6 118 100–1000
Ass.-u. Verb.-Kenn-u. Trenn-Arten:						
Senecio fuchsii	**100**	37	85	50	56	34
Rubus idaeus	79	**100**	50	100*	72	34
Rubus fruticosus coll.	42	46	28	50	39	3
Sambucus racemosa	48	14	**100**	50	39	3
Sambucus nigra	13	9	50	**100**	.	16
D *Aegopodium podagraria*	.	.	.	50	.	.
Sorbus aucuparia (ssp. *glabrata*)	21	8	48	.	**100**	11
D *Picea abies*	6	.	11	.	89	7
D *Rhytidiadelphus loreus*	.	.	.	.	56	.
D *Betula pendula*	6	17	4	.	11	**59**
Salix caprea	27	22	50*	.	.	**99**
D *Populus tremula*	.	1	.	.	.	**81**
D *Prunus serotina*	.	2	.	.	.	1
Ordn.-u. Klass.-Kennarten						
Epilobium angustifolium	44	57	48	.	17	74
Fragaria vesca	63	25	7	.	6	10
Carex muricata coll.	10	1	.	25	11	.
Cirsium vulgare (ssp. *sylvaticum*)	40	11	13	.	.	8
Stachys alpina	10	10	4	.	.	16
Atropa belladonna	6	1	.	75	.	.
Hypericum hirsutum	27	1	.	.	.	3
Bromus ramosus	19	2	15	.	.	.
Gnaphalium sylvaticum	10	2	2	.	.	.
Arctium nemorosum	2	.	.	25	.	.
Senecio sylvaticus	19	2	.	.	.	.
Digitalis purpurea	4	5	.	.	.	.
Digitalis lutea	.	.	.	25	.	.
Verbascum nigrum	13	.	.	.	.	.
Verbascum thapsus	8	.	.	.	.	.
Centaurium minus	6	.	.	.	.	.
Bezeichnende Begleiter:						
Galeopsis tetrahit	63	25	37	50	6	14
Epilobium montanum	69	11	24	25	11	2

Tabelle 2 Fortsetzung

Assoziation Nr. Zahl der Aufnahmen Seehöhe, m	1 48 380–1200	2 87 100–1150	3 46 200–1000	4 4 300–800	5 18 800–1200	6 118 100–1000
Agrostis tenuis	33	37	7	.	50	23
Solidago virga-auerea	33	16	20	.	28	37
Urtica dioica	36	25	50	100	.	1(
Galium aparine	23	3	39	25	.	11
Eupatorium cannabinum	52	24	22	50	.	23
Geranium robertianum	44	11	43	50	.	12
Cirsium palustre	48	10	17	.	6	20
Cirsium arvense	48	25	30	.	.	27
Mycelis muralis	60	17	48	.	.	15
Geum urbanum	10	2	.	50	.	6
Scrophularia nodosa	42	3	15	.	.	3
Knautia sylvatica	33	3	15	.	.	14
Vicia sepium	21	5	24	.	.	6
Dactylis glomerata	60	22	11	.	.	24
Carex leporina	6	6	.	.	6	2
Ajuga reptans	35	1	20	.	.	6
Taraxacum officinale	33	16	11	.	.	38
Angelica sylvestris	42	10	24	.	.	25
Cirsium oleraceum	35	.	22	.	.	2
Stachys sylvatica	15	.	15	75	.	.
Heracleum sphondylium	23	.	2	25	.	.
Veronica chamaedrys	25	.	11	.	.	5
Lapsana communis	10	.	9	.	.	6
Juncus effusus	21	13	.	.	.	6
Carex pilulifera	4	.	2	.	.	1
Holcus mollis	6	17	.	.	.	11
Calamagrostis epigeios	2	3	.	.	.	20
Teucrium scorodonia	10	6	.	.	.	4
Hypericum perforatum	52	26	.	.	.	29
Veronica officinalis	4	2	2	.	.	.
Hieracium sylvaticum	6	.	15	.	22	.
Senecio viscosus	6	.	.	.	.	16
Glechoma hederacea	2	.	.	25	.	.
Moehringia trinervia	13	3	.	.	.	.
Sonstige Begleiter:						
Milium effusum	40	1	24	25	.	4
Deschampsia flexuosa	10	20	2	.	50	19

Assoziation Nr. Zahl der Aufnahmen Seehöhe, m	1 48 380—1200	2 87 100—1150	3 46 200—1000	4 4 300—800	5 18 800—1200	6 118 100—1000
Oxalis acetosella	54	20	28	25	72	.
Vaccinium myrtillus	4	9	2	.	83	10
Prenanthes purpurea	40	7	28	.	17	14
Galium odoratum	48	9	50	100	.	3
Carex sylvatica	44	2	20	.	.	3
Luzula albida	27	11	2	.	.	12
Poa nemoralis	17	8	22	.	.	14
Athyrium filix-femina	33	11	7	.	39	.
Brachypodium sylvaticum	33	.	15	75	.	5
Mercurialis perennis	15	2	26	25	.	.
Lamium galeobdolon	27	9	48	50	.	.
D *Robinia pseudacacia* und zahlreiche andere Arten	.	.	.	25	.	.

Erläuterungen zu Tabelle 2:
Die Tabelle stellt nur eine Teiltabelle dar. Die vollständigen Arten-Angaben sollen an anderer Stelle veröffentlicht werden, ebenso wie die verschiedenen Ausbildungsformen (Subassoziationen) der Assoziationen, die in den einzelnen Spalten mit den reinen Gesellschaften zusammengefasst wurden.
Unter den »Bezeichnenden Begleitern« werden licht- oder stickstoffliebende, sowie vernässungs-anzeigende Pflanzen verstanden, die für die Pionier-Stadien des Waldes auf den Schlagflächen bezeichnend sind, ohne Kennarten der *Epilobetea* zu sein.
D = Trennarten (Differentialarten) der Assoziation oder des Verbandes
Die Stetigkeit wird in Prozentzahlen angegeben!

1 : *Senecionetum fuchsii* nach Aufnahmen aus dem Taunus, dem Schwarzwald, dem Neckargebiet der Schwäbischen Alb, dem Bayerischen Wald, sowie den Berchtesgadener Alpen von Görs, Korneck, Lippert, Th. Müller und Oberdorfer.
2 : *Rubetum idaei* nach Aufnahmen aus der Oberrheinischen Tiefebene, dem Schwarzwald, dem Neckargebiet, der Schwäbischen Alb, der Baar, dem Bodenseegebiet, dem Bayerischen Wald und den Berchtesgadener Alpen von Görs, Korneck, Lippert, Lutz, Th. Müller und Oberdorfer.
3 : *Sambucetum racemosae* nach Aufnahmen aus dem Schwarzwald, der Schwäbischen Alb, dem Bayerischen Wald und dem Vogelsberg von Korneck, Th. Müller und Oberdorfer.
4 : *Sambucetum nigrae* nach Aufn. aus dem Schwarzwald, dem Bodenseegebiet und der Frankenalb von Oberdorfer.
5 : *Piceo-Sorbetum aucupariae* nach Aufnahmen aus dem Schwarzwald, der südwestl. Schwäbischen Alb und dem Bayerischen Wald von Th. Müller und Obordorfer.
6 : *Epilobio-Salicetum capreae* nach Aufnahmen aus dem Oberrheinischen Tiefebene, dem Schwarzwald, der Schwäbischen Alb, dem Schwäbischen Wald und der Bodenseegebiet von Th. Müller, Oberdorfer und Schreier.

Das *Senecionetum fuchsii* umfasst eine reine Ausbildung mit einer *Juncus effusus*-Variante, sowie eine Subassoziation mit *Cirsium* (*Senecionetum cirsietosum*) ebenfalls mit einer *Juncus effusus*-Variante.
Das *Rubetum idaei* umfasst eine reine Ausbildung mit einer verarmten Höhenform und einer *Juncus effusus*-Variante, sowie eine Subassoziation mit *Cirsium* (*Rubetum cirsietosum*), ebenfalls mit einer *Juncus effusus*-Variante.
Das *Sambucetum racemosae* umfasst neben der reinen Ausbildungsform eine Subassoziation mit *Cirsium* (*Sambucetum racemosae cirsietosum*) mit einer *Sambucus nigra*-Variante (die zum *Sambucetum nigrae* überleitet).
Das *Epilobio-Salicetum capreae* umfasst eine reine Subassoziation mit einer *Salix aurita*- und einer *Alnus viridis*-Variante, eine Subassoziation mit *Cirsium* (*Epilobio-Salicetum capreae cirsietosum*) mit einer *Sambucus nigra*- und einer *Salix cinerea*-Variante, sowie die ruderal beeinflusste Subassoziation mit *Solidago serotina* (*Epilobio-Salicetum capreae solidaginetosum*), ebenfalls, mit einer *Sambucus nigra*- und einer *Salix cinerea*-Variante.

mässige Zurücktreten der *Atropetalia*-Arten und das starke Hervortreten von Holzbildnern ausgezeichnet. Arten, die zunächst nur im Einzelstand auftraten, werden durch ihre optimale Massenentwicklung zu Kennarten einer Assoziation gegenüber den jetzt nach Menge und Vitalität zurücktretenden *Epilobion*- und *Atropion*-Arten. Dabei fliessen in den neuen Artenverbindungen vorher getrennte *Epilobion*- oder *Atropion*-Gesellschaften in eine Einheit zusammen, was neben dem den vorhergehenden Stadien gegenüber insgesamt verarmten Floreninventar die Zusammenfassung in einen Verband des *Sambuco-Salicion* rechtfertigt. Zu einer weitergehenden Aufwertung zu einer eigenen Ordnung *Sambucetalia*, wie wir es 1957 provisorisch versuchten, besteht aber keine florenstatistische Notwendigkeit.

Bereits zum *Sambuco-Salicion* muss noch eine Staudengesellschaft mit *Senecio fuchsii* (*Senecionetum fuchsii* Pfeiff. 36. em. Oberd.) gestellt werden, die auf frischen nährstoffreichen Standorten sowohl die Epilobieten wie die Atropeten ablösen kann und sich zwischen diese kurzlebigen Verbände und das *Sambucetum racemosae* schiebt. Sie entwickelt sich dabei parallel zum *Rubetum idaei*, dass die weniger frischen und weniger nährstoffreichen Böden besiedelt. Beide Gesellschaften bedrängen sich oft gegenseitig in scharfer Konkurrenz, wenigstens da, wo *Senecio fuchsii* vorhanden ist. Ein synsystematische Trennung ist aber schon deshalb notwendig, weil das Areal des *Rubetum idaei* weit über das des *Senecionetum fuchsii*, das sein Optimum im montanen und hochmontanen Bereich besitzt, hinausgreift. Mit wenig veränderter Artenkombination kommt der Himbeer-Schlag auch noch im Umkreis tiefer gelegener *Carpinion*- oder *Quercion robori-petraeae*-Wälder vor. Eine geografische Differenzierung lässt sich vermutlich durch die verschiedenen Kleinarten des *Rubus fruticosus*-Aggregates durchführen, die zu den Kennarten der Assoziation gehören. Brombeerschläge im Walde ohne Himbeere sieht man selten und wir haben Zweifel, ob ein eigener Verband des *Lonicero-Rubion* Tx. et Neum. 50 aufrecht erhalten werden kann. Wir möchten nach unseren Beobachtungen vielmehr meinen, dass es sich bei allen diesen Brombeer-Gesellschaften nur um verschiedene Ausbildungsformen des *Rubetum idaei* handelt. Die durch die Identifikation der Brombeeren noch schärfer zu fassende *Rubus idaeus*-Assoziation ist auf jeden Fall die Grundassoziation des 2. Stadiums, die in weiter geographischer Verbreitung die Epilobieten und die Atropeten ablöst, wie es in klassischer Weise AICHINGER 1933 aus den Karawanken in seiner Tabelle 37 (S. 150) dargestellt hat, — wenn sie nicht überhaupt gleich den Auftakt der Wiederbewaldung bildet.

Auch die Zusammenfassung von *Senecio fuchsii* mit *Sambucus racemosa* zu einem Assoziationsbegriff, wie es NOIRFALISE (1949*) vorgeschlagen hat ist nicht gut möglich, da sich der *Sambucus racemosa*-Vorwald erst sekundär

* vgl. dazu Tabelle 6 aus Belgien bei C. VAN DEN BERGHEN 1953

und zwar nicht nur in der Folge des *Senecionetum fuchsii* sondern auch des *Rubetum idaei* entwickelt. Sicher enthalten die meisten *Senecio fuchsii*-Gesellschaften schon *Sambucus racemosa*, diese tritt aber zunächst völlig zurück vor einer mächtig entfalteten *Senecio fuchsii*-Flur, die in der Buchen-Tannenstufe des Schwarzwaldes, aber auch im Buchengebiet des Jura oder des Neckar-Hügellandes die älteren Kahlschlag-Hänge zur Blütezeit weithin gelb aufleuchten lässt.

3. Stadium: Gruppe der Sambucus- und Salix caprea-Gesellschaften (Sambuco-Salicion Tx. 50), Tab. 2

Das 3. Stadium in der Regeneration mitteleuropäischer Wälder bilden die vorwiegend aus *Salix caprea*, *Sambucus racemosa*, *S. nigra*, aber auch *Betula pendula* oder *Populus tremula* gebildeten Vorwald-Gehölze. Einige dieser Holzarten sind so ausschliesslich oder überwiegend mit der für die Schlagpflanzen-Gesellschaften so bezeichnenden Artenverbindung aus — wenn auch weiter verdünnten — *Epilobion*- und *Atropion*-Arten, Waldunkrautarten (Geo-*Alliarion*) oder anspruchslosen Waldarten selbst ausgestattet, dass sie zu Kennarten von Assoziationen werden, an deren Zuordnung zu den *Epilobietea angustifolii* kein Zweifel bestehen kann.

Sambucus nigra bildet dabei das vorletzte Glied der Auenwaldserie (*Sambucetum nigrae*). Sie löst das *Atropetum* oder das *Arctietum nemorosi* ab, entweder direkt oder über ein *Senecionetum fuchsii* und leitet zu meist Eschenreichen Waldgesellschaften des *Alno-Padion* oder feuchter *Fagetalia* über. Der soziologische Treue-Grad des Schwarzen Holunders wird allerdings dadurch etwas herabgemindert, dass der nährstoffreiche, frischhumose Böden liebende Strauch auch häufig in Heckengesellschaften (*Prunetalia*) entsprechender Standorte oder in ruderal beeinflusste Gebüsche in Siedlungsnähe übertritt. Sein ursprünglicher Platz im europäischen Pflanzenkleid ist aber im Vorwald der Auenwälder zu suchen, weshalb er auch nicht als *Prunetalia*-Art geführt werden sollte. Zu einem *Sambucetum nigrae* entwickelt sich auch ein Grossteil der süddeutschen Robinienforste, die ihrer Artenkombination nach als *Sambucetum nigrae robinietosum* bezeichnet werden könnten.

Das *Sambucetum racemosae* ist ein ausgesprochenes Glied der Buchenwald-Entwicklung mit einem Optimum in der montanen Buchen- und Buchen-Tannenstufe. Hier löst es auf frischen, lockerhumosen und nährstoffreichen Böden vor allem das *Senecionetum fuchsii*, aber auch das *Rubetum idaei* ab. Oft wird die Gesellschaft auch von *Salix caprea* begleitet, weshalb die Salweide schon mit in den Begriff des *Sambucetum racemosae* einbezogen wurde (vgl. *Salici capreae-Sambucetum racemosae* Soó 60). Im allgemeinen schliessen sich aber die optimalen Holunder- und Salweiden-Bestände standörtlich aus. Im Gegensatz zum *Sambucetum racemosae* steht das *Epilobio-Salicetum capreae*

etwas trockener und hat zugleich eine auffallende Vorliebe für gestörte oder rohe Böden, an Böschungen, in Steinbrüchen, im Bereich von Bodenaufschüttungen, an Brandplätzen u.a.m. (vgl. OBERDORFER 1967). So ist es auch diejenige Gesellschaft, die mehr als andere ausserhalb des Waldes die Rolle einer Waldpionier-Gesellschaft spielt. Wie das *Rubetum idaei* ist das *Epilobio-Salicetum* eine geographisch weit ausgreifende Grundgesellschaft, die vom tiefgelegenen Eichen-Birken und Eichen-Hainbuchenwald-Gebiet (dem das *Sambucetum racemosae* mehr oder weniger fehlt) bis an die Grenze der subalpinen Stufe reicht. Zugleich ist sie durch die sie häufig begleitenden *Betula pendula* oder *Populus tremula*, sowie das noch kräftig vertretene *Epilobium angustifolium* die von allen hochwüchsigen Vorwaldgesellschaften am besten charakterisierte und differenzierte Assoziation. Auch bedingt die grössere Standortbreite eine reichere Skala an Ausbildungsformen. Besonders auffällig ist die durch ruderale Relikte, z. B. *Epilobium tetragonum* oder *Solidago serotina* gut differenzierte Subassoziation des waldfernen und siedlungnahen *Epilobio-Salicetum capreae* (*Epilobio-Salicetum solidaginetosum serotinae*). Ruderal beeinflusste Ausbildungsformen gibt es, wenn auch sicher viel seltener, da und dort auch beim *Sambucus racemosae*, wie die Vegetationsbesiedlungs-Studien von JEHLIK (1971) auf verlassenen Dörfern in der Buchenstufe Böhmens gezeigt haben. (*Sambucetum racemosae bryetosum argentei*.) In die Gruppe der hochwüchsigen Vorwald-Stadien der *Epilobietea* muss schliesslich noch ein *Sorbus aucuparia*-Gebüsch gerechnet werden, das in der hochmontan-subalpinen Buchen-Fichten-Stufe auf den wenig tätigen Standorten des *Luzulo-Fagion* oder *Vaccinio-Piceion* den unmittelbaren Vorläufer der Wiederbewaldung auf Schlägen und an Wegen bildet. Mit grosser Wucht und Üppigkeit, wie man es Tieflagen nie beobachtet, drängen hier dichte *Sorbus*-Gebüsche, meist von *Sorbus aucuparia* ssp. *glabrata* gebildet, zum Licht, in deren Schutz endlich Fichten oder Buchen ankommen, um am Ende die Wegbreiter zu überwachsen und zu ersticken (*Piceo-Sorbetum aucupariae*). Wie *Sambucus nigra*, aber bei anderen Standortsansprüchen viel seltener geraten auch *Salix caprea* oder *Sambucus racemosa* gelegentlich an Wald- und Wegrändern in Kontakt mit Hecken und Gebüschen der *Prunetalia*-Artenkombination. So konnte z. B. nach Aufnahmematerial (n.p.) von D. KORNECK aus dem Rhein-Maingebiet eine Subassoziation des *Sambucetum racemosae* mit *Prunus spinosa* herausgearbeitet werden. Aber das ist die Ausnahme von der Regel. Die grosse Masse des *Sambucus racemosa*- und *Salix caprea*-Vorkommens verbindet sich mit Arten der *Epilobietea*, so dass ihre Gesellschaften nach dem Schwerpunkt ihrer soziologischen Bindung nur dieser Klasse zugerechnet werden können (vgl. Tab. 2).

Die *Epilobietea angustifolii* haben in Europa ihre optimale Verbreitung im Umkreis der *Fagetalia sylvaticae*, insbesondere im Vegetationsmosaik montaner Fageten. Sie verarmen rasch in den trockeneren Landstrichen der

Tieflagen oder des Südens. Seit längerem aus vielen Teilen Europas beschrieben, zeigen sie trotz verschiedener Umgrenzung oder Benennung doch ein sehr einheitliches Bild. Ein umfassender Literaturvergleich kann hier leider nicht geleistet werden. Um aber die Einheitlichkeit der Vergesellschaftungen über ein weites Gebiet Europas hin doch in einigen Stichproben vor Augen zu führen, mögen zum Abschluss noch einige Listen aus der Literatur neben wenige eigene Aufnahmen gestellt werden. Erst durch einen solchen Überblick können Geltung und Brauchbarkeit der abgeleiteten Assoziationsbegriffe deutlich werden. Dabei ergibt schon dieser erste Anlauf eine überraschende Einheitlichkeit der Artenkombinationen und Strukturen (Tabelle 3). Besonders eindrucksvoll erlebt dies der mitteleuropäische Beobachter auch im Gelände, vor allem im Süden oder Südosten Europas, wenn er aus den sommertrockenen Gebieten in der Höhe der Gebirge die Buchenstufe gewinnt und hier in Waldlücken und an Waldwegen ganz dasselbe Vegetationsmosaik der Buchenwaldserie wie zu Hause vorfindet, mit Weidenröschen- und Himbeer-Schlägen, mit Fuchsgreiskraut-Fluren oder Traubenholunder-Gebüschen.

Zusammenfassung

Die aufgrund charakteristischer Arten in der Klasse *Epilobietea angustifolii* zusammengefassten Gesellschaften haben den Schwerpunkt ihrer Verbreitung auf frischen, lockeren humosen Böden mit guter Nährstoffversorgung, insbesondere auf den Schlägen und in den Verlichtungen submontaner und montaner *Fagion*-Gesellschaften. Weniger häufig und ausgeprägt sind sie auf den Standorten des *Carpinion*, der *Quercetalia robori-petraeae*, der *Vaccinio-Picetalia* oder auch der *Quercetalia pubescenti-petraeae*. Sie können aber auch ausserhalb des Waldes auf Kultur- standorten die Wiederbewaldung einleiten.

Drei Stadien sind zu unterscheiden:

1. Die *Epilobion-* und *Atropion*-Gesellschaften, die an eine lebhafte Nährstoffmobilisierung gebunden und deshalb beim Wiederbewaldungs-Prozess nicht immer realisiert sind. Sehr oft beginnt dieser Prozess mit dem 2. oder 3. Stadium (vgl. Abb. 1).

2. Die niederwüchsigen *Senecio fuchsii*-Staudenfluren und *Rubus*-Gestrüppe des *Sambuco-Salicion*-Verbandes.

3. Die hochwüchsigen eigentlichen Vorwald-Gebüsche mit *Sambucus nigra*, *S. racemosa*, *Salix caprea* oder *Sorbus aucuparia*, die ebenfalls zum *Sambuco-Salicion capreae*-Verband gestellt werden müssen.

Da schon im 1. Stadium die verholzenden Arten des 2. und 3. Stadiums regelmässig anwesend sind, halten wir es für zweckmässig die *Epilobietea* in

Tabelle 3

Aufnahmen des Rubetum idaei, des Senecionetum fuchsii und des Sambucetum racemosi aus Europa

Nr. der Aufnahmen Zahl der Aufnahmen	1 87	2 1	3 1	4 1	5 14	6 48	7 1	8 1	9 11	10 46	11 1	12 13	13 4
Kennarten													
Rubus idaeus	V	**5**	**5**	**3**	IV	IV	+	.	V	III	2	II	V
Rubus fruticosus coll.	III	.	+	1	II	III	.	.	V	II	.	I	V
Senecio fuchsii	II	.	+	.	.	V	**3**	**3**	IV	IV	.	IV	IV
Sambucus racemosa	I	.	+	.	.	III	+	+	V	V	**3**	V	V
Verb.-Ordn.-u. Klass. Kennarten:													
Fragaria vesca	II	+	1	.	IV	IV	+	+	V	I	+	II	V
Epilobium angustifolium	III	+	1	.	III	III	+	.	V	III	+	IV	V
V *Salix caprea*	II	.	.	+	III	II	.	.	V	III	+	IV	V
Cirsium vulgare (ssp.)	I	.	.	.	II	III	.	.	III	I	.	III	II
Gnaphalium sylvaticum	I	.	.	.	I	I	.	.	V	I	.	.	III
Bromus ramosus	I	.	.	.	I	I	.	.	.	I	.	.	.
Stachys alpina	I	.	.	.	.	I	.	.	III	I	.	.	.
V *Sambucus nigra*	I	.	.	.	.	I	.	.	.	III	.	III	.
Senecio sylvaticus	I	.	.	+	I	I	.	.	.	.	.	.	.
Myosotis sylvatica	.	+	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	II
Verbascum thapsus	.	.	.	.	.	I	.	.	I	.	.	I	.
Carex muricata	I	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.
Atropa belladonna	I	.	.	.	II	I	.	.	.	.	.	.	.
Hypericum hirsutum	I	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.
Digitalis purpurea	I	.	.	.	.	I	.	.		.	.	.	.
Verbascum nigrum	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
Bezeichnende Begleiter:													
Urtica dioica	II	+	.	.	II	II	.	.	V	III	1	V	IV
Epilobium montanum	I	.	+	.	III	IV	1	.	V	II	.	V	.
Mycelis muralis	I	.	+	.	II	IV	+	.	V	III	.	.	II
Cirsium arvense	I	.	.	.	IV	III	.	.	II	II	.	II	V
Geranium robertianum	I	.	+	.	III	III	.	.	V	III	.	.	.
Scrophularia nodosa	I	.	.	.	III	III	+	.	II	II	.	.	.

Betula pendula	I	.	.	.	.	I	.	.	II	I	.	II	II
Sorbus aucuparia	I	.	.	.	.	I	.	.	II	I	.	II	I
Rumex obtusifolius	I	+	.	.	.	I	.	.	.	I	.	IV	.
Galium aparine	I	.	.	.	I	II	.	.	.	II	.	II	.
Galeopsis tetrahit coll.	II	.	.	.	I	IV	.	.	V	II	.	.	.
Moehringia trinervia	I	.	.	.	.	I	.	.	III	I	.	I	.
Eupatorium cannabinum	II	.	.	.	.	III	.	.	I	II	.	.	.
Melandrium rubrum	.	.	.	.	I	.	1	.	II	.I	.	.	.
Lapsana communis	.	.	.	.	II	I	.	.	.	I	.	II	.
Cirsium palustre	I	.	.	.	.	III	.	.	.	I	.	III	.
Veronica chamaedrys	.	.	.	.	.	II	.	.	III	I	.	III	.
Populus tremula	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	I	.
Senecio viscosus	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	I	.
Sonstige Begleiter:													
Galium odoratum	I	.	2	.	IV	III	+	3	IV	III	+	.	.
Agrostis tenuis	II	.	.	.	.	II	.	.	V	I	.	V	IV
Poa nemoralis	I	.	.	.	V	I	.	.	IV	II	1	.	.
Athyrium filix-femina	I	.	.	.	III	II	.	.	V	.	.	I	.
Dactylis glomerata (incl. *polygama*)	II	.	.		I	II	.	.	.	I	.	IV	.
Milium effusum	I	.	.	.	II	III	.	+	.	11	.	.	.
Mercurialis perennis	I	.	.	.	II	I	.	.	IJI	11	.	.	.
Paris quadrifolia	.	.	+	.	I	.	.	.	II	.	.	.	.
und zahlreiche andere Arten				.									

Erläuterungen zu Tabelle 3:
V: *Sambuco-Salicion capreae*-Verbands-Kennart »Bezeichnende Begleiter«: vgl. Erläuterungen zu den Tabellen 1 und 2.
1 : *Rubetum idaei* nach 87 Aufnahmen aus Süddeutschland, vgl. Tabelle 2. Artenliste unvollständig.
2 : *Rubetum idaei*, Einzelaufnahme aus der Buchenstufe des Nordappenin (1420 m) nach OBERDORFER 1967 (p. 134); ausserdem: *Geum rivale, Alchemilla vulgaris* coll.
3 : *Rubetum idaei*, Einzelaufnahme (n. p.) aus der Buchenstufe in Bosnien bei Tjentiste (südlich Sarajevo) 1380 m, Aufn.fläche 30 qm, ausserdem *Geranium robertianum, Dryopteris filix-mas, Dentaria enneaphyllos, Viola reichenbachiana, Abies alba- und Fagus sylvatica*-Aufwuchs
4 : *Rubetum idaei*, Einzelaufnahme (n.p.) aus Polen (Galizien) bei Krosno, Aufnahmefläche 50 qm, ausserdem *Luzula pilosa, Anemone nemorosa, Aposeris foetida*, Aufwuchs von *Abies alba* und *Quercus robur.*
5 : *Rubetum idaei* nach 14 Aufnahmen aus dem Mátra-Gebirge in Ungarn (M. KOVÁCS 1961), Artenliste unvollständig widergegeben (*Fragario-Rubetum*)
6 : *Senecionetum fuchsii* nach 48 Aufnahmen aus Süddeutschland (vgl. Tabelle 2) Artenliste unvollständig
7 : *Senecionetum fuchsii* ,Einzelaufnahme aus der Buchenstufe des Nordapennin (1400 m) nach OBERDORFER 1967 (p. 134), ausserdem *Anemone nemorosa, Cardamine bulbifera, Trochiscanthes nodiflorus, Geranium nodosum, Galium aristatum, Arabis turrita*
8 : *Senecionetum fuchsii*, Einzelaufnahme aus der Buchenstufe in Bosnien bei Tjentiste (südlich Sarajevo), 1300 m, in einer Lichtlücke des Tannen-Buchenurwaldes, Aufnahmefläche ca. 10 qm, ausserdem: *Isopyrum thalictroides, Aremonia agrimonioides, Oxalis acetosella, Sanicula europaea, Viola reichenbachiana, Symphytum tuberosum, Fagus sylvatica* Aufwuchs
9 : *Senecionetum fuchsii* nach 11 Aufnahmen aus dem Gorce-Gebirge in den Westkarpaten Polens (J. KORNAŚ u. A. MEDVECKA-KORNAŚ 1967). Die Artenliste ist nicht vollständig widergegeben. (*Stachys alpina-Senecio fuchsii*-Ass.)
10 : *Sambucetum racemosae*, nach 46 Aufnahmen aus Süddeutschland, vgl. Tabelle 2, die Artenliste ist unvollständig
11 : *Sambucetum racemosae*, Einzelaufnahme aus der Buchenstufe des Nordapennin, (1430 m) nach OBERDORFER 1967 (p. 134) ausserdem: *Lilium martagon, Arabis turrita, Cardamine impatiens*
12 : *Sambucetum racemosae*, nach 13 Aufnahmen aus Nordböhmen (340—630 m Seehöhe) von JEHLIK (1971). p. 44, Tabelle 5 (*Byro argentei-Sambucetum racemosi* Jehlik). Die Artenliste ist nicht vollständig widergegeben.
13 : *Sambucetum racemosae* nach 4 Aufnahmen aus dem Cáliman-Gebirge (Colibata-Tal) in Rumänien aus 980—1000 m Seehöhe von Batiu (1970), p. 12, Tab. 5 als »*Sambuco-Salicetum capreae* Tx. et Neum. 50«. Die Artenliste ist nicht vollständig widergegeben.

der Hierarchie der Gesellschaftsklassen hinter die *Trifolio-Geranietea* und vor die *Betulo-Adenostyletea* einzuordnen. Zu beiden Klassen bestehen floristische, ökologische und strukturelle Beziehungen.

Synsystematisch ergibt sich für Süddeutschland folgende Gliederung der Vegetationseinheiten:

Klasse: **EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII** Tx. et Prsg. 50

Ordnung: ATROPETALIA Vlieg. 37 (*Epilobietalia angustifolii* Tx. 50)

1. Verband: **Epilobion angustifolii** Soó 33 em. Tx. 50 (*Carici piluliferae-Epilobion angustifolii* Tx. 50) vgl. Tabelle 1.

Assoziationen: **Epilobio-Digitalietum purpureae** Schwick. (33) 44 (westliches Süddeutschland), *Epilobietum angustifolii* Rübel 30 em. (*Senecioni sylvatici-Epilobietum angustifolii* Tx. 37 p. p.), *Calamagrostio arundinaceae-Digitalietum grandiflorae* (Silling. 33) Oberd. 57 (östliches Süddeutschland).

2. Verband: **Atropion (belladonnae)** Br.-Bl. 30. em. Oberd. 57 (*Fragarion vescae* Tx. 50) vgl. Tabelle 1.

Assoziationen: ***Digitalietum luteae*** Oberd. 57 em. (*Digitali-Atropetum* Oberd. 57) (südwestliches Süddeutschland), *Atropetum belladonnae* (Br.-Bl. 30) Tx. 50, *Arctietum nemorosi* Tx. 50.

3. Verband: **Sambuco-Salicion capreae** Tx. et Neum. 50, vgl. Tabelle 2

Assoziationen: **Senecionetum fuchsii** Pfeiff. 36. em. Oberd. (Ass. mit *Senecio fuchsii* und *Digitalis* Pfeiff. 36), *Rubetum idaei* Pfeiff. 36 em. Oberd. (*Rubus*-Gebüsch mit *Senecio*- und *Cirsium*-Arten Pfeiff. 36), *Sambucetum racemosae* (Noirf. 49) Oberd. (*Senecio nemorensis-Sambucus racemosa* Noirf. 49 n. n.), *Sambucetum nigrae* Oberd. ap. Oberd. u. Mitarb. 67, *Piceo-Sorbetum aucupariae* (Aich. 52) Oberd. (*Sorbus aucuparia*-Stadium des *Piceetum* Aich. 52) (hochmontanes Süddeutschland), *Epilobio-Salicetum capreae* Oberd. 57.

LITERATUR

1. Aichinger, E. (1933): Vegetationskunde der Karawanken. Pflanzensoziologie 2, Jena.
2. Baţiu, O. (1970): Zönologische Betrachtungen über die wichtigsten Pflanzengesellschaften aus dem hydrologischen Becken des Colibitals, Contrib. Bot. Grad. Bot. Univ. Cluj.
3. Braun-Blanquet, J. (1930): Zentralalpen und Tatra, eine pflanzensoziologische Parallele. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, 6. Bern.
4. Hülbusch, K. H.—Tüxen, R. (1968): Corydalis claviculata-Epilobium angustifolium-Ass. Mitt .flor.-soziol. Arb. gem. 13. Todenmann.
5. Jehlik, V. (1971): Die Vegetationsbesiedlung der Dorftrümmer in Nordböhmen. Rozpr. Cesk. Ak. V. R. mat. prirod. 81. Praha.
6. Kornaś, J.—Medwecka Kornaś, A. (1967): Plant communities of the Gorce Mts. (Polish western Carpathians). Fragm. flor. geobot. 13 Krakow.
7. Kovács, M. (1961): Die Schlagvegetation des Mátra-Gebirges. Acta Bot. Ac. Sc. Hung. **7,** Budapest.
8. Oberdorfer, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziologie 10. Jena.
9. Oberdorfer, E. (1967): Beitrag zur Kenntnis der Vegetation des Nordapennin, Beitr. naturk. Forsch. Südw. Dtld. 26. Karlsruhe.
10. Oberdorfer, E. (1970): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland. 3. Aufl. Stuttgart.
11. Pfeiffer, H. (1936): Vom Sukzessionsstadium unabhängige Unterschiede in der Schlagvegetation. Beih. Bot. Centralb. (B.B.C.) 54.
12. Philippi, G. (1971): Zur Kenntnis einiger Ruderalgesellschaften der nordbadischen Flugsandgebiete um Mannheim und Schwetzingen, Beitr. naturk. Forsch. Südw. Dtl. 30. Karlsruhe.
13. Soó, R. (1964—1970): A magyar flóra és vegetáció kézikönyve. I—IV. Budapest.
14. Soó, R. (1971): Aufzählung der Assoziationen der ungarischen Vegetation nach den neueren zöno-systematisch-nomenklatorischen Ergebnissen. Acta Bot. Ac. Sc. Hung. **17,** Budapest.
15. Tüxen, R. (1950): Grundriss einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. Mitt. flor.-soziol. Arb. gem. **2,** Stolzenau.
16. Van den Berghen, C. (1953): Contribution à l'étude des groupements végétaux, notés dans la vallée de l'Ourthe en amont de Laroche-en Ardenne. Bull. soc. roy. Bot. Belg. **85,** Bruxelles.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 255—267 (1973)

ÜBER AZIDOPHILE FRANGULA-GEBÜSCHE

Von

H. PASSARGE

INSTITUT FÜR FORSTWISSENSCHAFTEN, EBERSWALDE

(Eingegangen: am 1. Januar 1973)

On the basis of own investigations, the occurrences and coenological structure of the mesophyllous-azidophyllus *Frangula* scrubs submitted (Tables 1—4). A comparative examination (Tables 5—6) shows as independent vegetation units. *Agrostio-Frangu-letum* on the fresh podsol and brown podsol soils in the plain to submontane regions, *Molinio-Franguletum* on wet moor substrates at low situations, and *Calamagrostio villosae-Franguletum* on silicate rock substrates at montane altitudes are described.

In seinen verdienstvollen Übersichten über die Pflanzengesellschaften Ungarns führt Soó (1962/3, 1968, 1971) verschiedentlich Gebüschassoziationen be den Trockenwäldern (*Quercetea pubescentis*), den anspruchsvollen Laubmischwäldern (*Fagetalia*) sowie den Bruchwäldern (*Alnetea glutinosae*) an. Die im Komplex mit azidophilen Laubmischwäldern (*Pino-Quercetalia*) vorkommenden Laubgebüsche wurden auch in den Nachbarländern bisher kaum beachtet und sind von wenigen Ausnahmen abgesehen (vgl. DOING 1963, PASSARGE und HOFMANN (1968), in der Synsystematik nicht berücksichtigt worden. An Hand eigener Untersuchungen soll daher auf die Zusammensetzung und Gliederung einiger wichtiger Ausbildungen derartiger in Mitteleuropa unter entsprechenden Standortsbedingungen nicht seltener Laubgebüsche hingewiesen sowie auf ihre systematische Stellung eingegangen werden.

Wenn wir unter Gebüschen manns- bis stubenhohe, $\pm$ geschlossene Gehölzbestände verstehen, wie sie in Form von Hecken in der offenen Landschaft bzw. als Waldmäntel (vgl. TÜXEN 1952) an künstlichen bzw. natürlichen Waldrändern auftreten können, sollen unter dem Begriff der azidophilen *Frangula*-Gebüsche jene zusammengefasst werden, in denen anspruchslosere Arten im Wasserhaushaltbereich feucht bis mässig frisch vorherrschen. Zu ihren Bestandsbildnern gehören u.a. ausser *Frangula alnus* die anspruchsloseren Pioniergehölze *Betula*, *Populus tremula* und *Sorbus aucuparia*. Weitere Sträucher sind selten bzw. beschränken sich weitgehend auf Sonderausbildungen. In der Bodenvegetation werden sie von nässemeidenden anspruchslosen Gräsern, Kräutern und Halbsträuchern begleitet und zeichnen sich somit deutlich von den Sumpfgebüschen mit *Salix cinerea*, *S. aurita* ab, in denen *Frangula alnus* auch vertreten sein kann. Die Beschreibung der wichtigsten

Ausbildungen erfolgt getrennt für die grossräumigen Untersuchungen im Flachland der DDR sowie die bisher nur örtlichen Erhebungen im Mittelgebirge.

1. Azidophile Frangula-Gebüsche des Tieflandes

Im Tiefland der DDR gedeihen azidophile *Frangula*-Gebüsche im wesentlichen innerhalb der Standortsbereiche der ärmeren Laubmischwälder sowie deren Ersatzgesellschaften wie Nadelholzforsten, Silikatäckern und Magerwiesen. Die Eiche gehört hier mit zur kennzeichnenden Gehölzkombination und in der Bodenvegetation sind *Holcus mollis*, *Agrostis tenuis*, *Rubus* wichtige Vertreter.

Auf grundwasserfernen Böden vom Typ des Podsols oder Braunpodsols bilden die vorerwähnten Arten den Grundbestand der Gesellschaft. Weitere nässemeidende Pflanzen wie *Poa pratensis*, *Hypericum perforatum*, *Hieracium laevigatum* sind ausserdem kennzeichnend für diese *Agrostis-Frangula*-Gebüsche (vgl. Tab. 1). Eindringende gesellschaftsfremde Arten kennzeichnen als Differenzialarten bestimmte Sonderausbildungen, die stets systematisch gefasste Übergänge zu benachbarten Vegetationseinheiten darstellen. Dies trifft zu für die *Deschampsia flexuosa*-reiche Form, die mit zahlreichen $\pm$ schutzbedürftigen Waldpflanzen, als Gehölz auch *Fagus*, die waldnahen Mantelgebüsche von der *Agropyron repens*-Form der Feldhecken abgrenzt. Weniger anspruchslose Arten beschränken sich auf eine *Veronica chamaedrys*-Subass., in der entsprechende Gehölze wie *Carpinus*, *Pirus*, *Corylus*, *Rosa* und *Sambucus* zu den anspruchsvollen *Carpinus-Prunus*-Gebüschen vermitteln. Wasserhaushaltsunterschiede bedingen schliesslich eine *Euphorbia*-Variante der mässig-trockenen Standorte sowie eine *Molinia*-Variante grundfrischer Böden. Syngeographisch zu deuten sind die Unterschiede zwischen der *Lonicera periclymenum*-Rasse im subatlantischen (Tab. 1, Aufn. Nr. 1—12) und der *Vaccinium*-Rasse im subkontinentalen Klimagebiet (Tab. 1, Aufn. 13—20).

Auf grundwassernahen Böden, wie sie besonders in Talsandgebieten bzw. am Rande von Niederungen verbreitet sind, werden die für die *Agrostis-Frangula*-Gebüsche bezeichnenden nässemeidenden Arten durch feuchteholde ersetzt. Bei den Gehölzen kommen *Betula pubescens*, *Alnus glutinosa*, *Salix cinerea*, *S. aurita*, letztere mit nur geringer Deckung hinzu, und in der Bodenvegetation gehören *Molinia* (meist dominierend) sowie *Lysimachia vulgaris* *Potentilla erecta* u.a. zu diesen Feuchtezeigern. Die genannten Arten sind bezeichnend für die *Molinia-Frangula*-Gebüsche auf ärmeren Gley- und Anmoorböden (vgl. Tab. 2). Eine waldnahe *Deschampsia flexuosa*-Form mit schutzbedürftigen Waldpflanzen bildet sich auch hier gesondert von den Wiesengebüschen mit *Lotus uliginosus* aus. Die *Agrostis*-Ausbildung der

mässig feuchten Böden leitet über zur vorerwähnten *Agrostis-Frangula*-Ges. und eine *Carex acutiformis*-Untergesellschaft der feuchtnassen Anmoorstandorte vermittelt zu den *Salix cinerea*-Sumpfge büschen.

2. Azidophile *Frangula*-Gebüsche des Mittelgebirges

Während sich die Untersuchungen über das gesamte Flachland der DDR erstreckten und daher ein repräsentatives Bild hinsichtlich der Gliederung der *Frangula*-Gebüsche ergeben, beschränken sich die Erhebungen im Mittelgebirge bisher nur auf örtliche Beobachtungen im Elstergebirge (oberes Vogtland zwischen 500—600 m Höhe). Im Bereich submontaner *Melampyrum-Quercus*- bzw. *Melampyrum-Fagus*-Wälder begegnet uns auf frischen Standorten eine *Agrostis-Frangula*-Ges. ähnlicher Zusammensetzung wie im Tiefland. Lediglich *Quercus*, *Poa pratensis* und *Hypericum perforatum* treten hier anteilmässig zurück, *Betula carpatica*, *Salix caprea* seltener auch *Arnica* kommen hinzu.

Die zusammengetragenen Aufnahmen (vgl. Tab. 3) gehören im wesentlichen zur *Deschampsia*-reichen Waldmantelform der *Frangula*-Gebüsche und innerhalb dieser zur *Vaccinium*-Rasse. Eine *Veronica chamaedrys*-Untergesellschaft mit einzelnen weniger anspruchslosen Arten sowie *Rosa canina* lässt sich auch im Gebirge erkennen.

Merklich unterschiedlich hierzu sind die entsprechenden *Frangula*-Gebüsche in der montanen Stufe (etwa oberhalb 550 m.). Hier wird *Quercus* in den Waldmantelgebüschen der natürlichen *Myrtillus-Fagus*-Wälder bzw. der an ihre Stelle getretenen Nadelholzbestockungen durch *Picea* ersetzt und in der Bodenvegetation geht der Anteil von *Rubus fruticosus* sowie der Eichen-Begleiter (*Holcus mollis*, *Agrostis tenuis* usw.) deutlich zugunsten von Fichtenbegleitern wie *Calamagrostis villosa*, *Equisetum sylvaticum*, *Trientalis* zurück (vgl. Tab. 4). Innerhalb dieser *Calamagrostis villosa-Frangula*-Gebüsche lassen sich bisher nur wenig Besonderheiten erkennen, da alle Aufnahmen der waldnahen *Deschampsia flexuosa*-Form angehören und trophiemässig der ärmeren Normalausbildung entsprechen. Relativ gering sind auch die Unterschiede zwischen den Gebüschen frischer und feuchter Standorte, denn feuchtholde Arten wie *Lysimachia vulgaris*, *Potentilla erecta*, *Galium uliginosum*, *Juncus* und *Salix cinerea* erreichen nur geringe Deckungswerte. Zwar bevorzugt *Equisetum sylvaticum* die feuchten Gley- und Anmoorböden, doch meidet es im Gegensatz zu der hier fehlenden *Molinia* auch nicht die frischen Standorte. Daher sollen die montanen Feuchtgebüsche zunächst nur als *Lysimachia*-Untergesellschaft abgegrenzt werden. Syngeographisch zu deuten sind die Unterschiede zwischen einer *Rubus*-Rasse im Raum Adorf sowie den *Vaccinium*-reichen Beständen um Bad Brambach.

Tabelle 1

Agrostis-Frangula-Ges.

Aufnahme-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Artenzahl	13	16	18	21	23	22	20	18	19	23	22	24	17	20	15	14	18	20	17	16
G: *Populus tremula*		1	1	1	2	3	1	1	3	3		1		3	3	4	4	3	4	4
Sorbus aucuparia	1			1		+		1	1	+	+	1	1	1	2	1	1	1	2	1
Quercus robur	2	4	2	3	4	3	3	3	1	2	2	3	1	3				3		
Betula pendula	2			3	1		3	+		+	1	1	2	1	2			1	1	2
Frangula alnus	3		2	2		2	2	3			3	1	4	1				1		
Fagus sylvatica					+				3	1		+	2	+	1	1	2	1		+
Pinus sylvestris													1				1			
Carpinus betulus														1				1		
Quercus petraea										+					+					
Pyrus communis					+															+
Rosa canina				+															+	
Sambucus nigra			+	1																
K: *Holcus mollis*	2	3	3	4	3	3	3	3	3	3	1	3	1	3	+		2	3	3	3
Agrostis tenuis	2	1	1	1	1	1	1	1			2	2		2	1		1	2	+	1
Poa pratensis	+	+		1	+	1	1		+		+				2	1	2		1	+
Hieracium laevigatum							+	+	+		+			+	+			+		
Anthoxanthum odoratum					+				+		+			+						
Veronica officinalis												+						+		
Festuca rubra												+				+				
Rubus fruticosus coll.	3	2	2	2	+	3	2	2			2	2	3							
R. idaeus	1		3	+		+	1	3	1	2										
Lonicera periclymenum	2	1			+	2	2	2			2									
Epilobium angustifolium	+		+			+	+		+	+	+		+		+					
Calamagrostis epigeios																2	1			
Vaccinium myrtillus													1	1	1	3		1	2	2
V. vitis-idaea													+			1	1		+	
Calluna vulgaris										+		+								
Deschampsia flexuosa						1	3	+	3	2	1		2	2	4	2	2	2	1	
Melampyrum pratense					1	2			+	1				+			+	+		
Carex pilulifera												+			+					
Agropyron repens	+	1	1	1	1															
Tanacetum vulgare		+		+																

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Hypericum perforatum				+	+	+	+				+	+		+				+		
Viola canina				+		+	+					+		+	+	+		+		
Solidago virgaurea					+					+	+				+					
Luzula campestris s.l.											+	+								
Vicia tenuifolia		+								+										
Euphorbia cyparissias																1				+
Achillea millefolium																+				
Festuca ovina					1		+							1			1	1		
Hieracium umbellatum				+										+					+	
Campanula rotundifolia				+	+															
Pimpinella saxifraga				+																
Molinia coerulea										+		1	1							
Potentilla erecta											+	+		+						
Lysimachia vulgaris		+	1	+									+							
Juncus conglomeratus											+	+								
Veronica chamaedrys		+		+	1		+	+	+	+	1								+	+
Galium mollugo		1	+			+	+												+	
G. aparine			+	+	+	+		+												
Rumex acetosa					+				+											
Fragaria vesca											1								+	
Stellaria holostea			1							1				+				+	+	1
Viola riviniana	+								1	+									+	+
Poa nemoralis		1	+																	
Anemone nemorosa																			1	+
Luzula pilosa									+	+						+	+			
Majanthemum bifolium									+											
(*Oxalis acetosella*)																+	1			
Dryopteris spinulosa							+	+					1							
Pteridium aquilinum													3						+	1
Galeopsis tetrahit coll.			2	+				+				+								

Ausserdem: *Cirsium arvense, Ranunculus repens* (2); *Corylus avellana* (3); *Viburnum opulus, Melandrium album, Knautia arvensis* (4); *Anthriscus sylvestris* (5); *Melandrium album, Knautia arvensis* (6); *Moehringia trinervia* (8); *Prunus avium, Lathyrus montanus* (9); *Lotus uliginosus, Hieracium murorum, Trifolium medium* (10); *Salix capraea, S. aurita, Senecio erucifolius* (11); *Carex fusca, C. leporina, Genista anglica, Glechoma hederacea* (1)2; *Betula pubescens, Carex hirta* (13); *Hieracium pilosella, Rumex acetosella* (1)6; *Juniperus communis, Astragalus glyciphyllos* (20).

Tabelle 2

Molinia-Frangula-Ges.

	Aufnahme-Nr. / Artenzahl	1 / 21	2 / 17	3 / 23	4 / 16	5 / 18	6 / 16	7 / 15	8 / 16	9 / 21
G:	*Frangula alnus*	2	3	3	2	3	4	4	2	2
	Betula pendula	2	2	2	1	2	1		3	2
	Quercus robur	1	1	2	2	1	1	2		+
	Sorbus aucuparia		+	1	2		2	+	+	
	Populus tremula	2	+	1	3					+
	Alnus glutinosa		+				1	1	1	1
	Salix aurita	+	1	+					2	2
	Salix cinerea	1		+			+			2
	Betula pubescens	2						1	1	1
K:	*Molinia coerulea*	2	3	2	1	1	2	2	3	4
	Potentilla erecta	1	2	+	1	+	+			
	Lysimachia vulgaris	+	+	+	1	1	+	+	1	+
	Lotus uliginosus	+		+		+				
	Deschampsia caespitosa		+		+					
	Juncus effusus et conglom.		+	+						
	Rubus fruticosus coll.	1	1	3	1	2	3	2	1	2
	Epilobium angustifolium	+	1			+		1		+
	Rubus idaeus			+		3	+	2	+	
	Lonicera periclymenum			2	2				2	1
	Calamagrostis epigeios						2	2		
	Holcus mollis	3	2	2	3	3	3			
	Agrostis tenuis	1	+	+						
	Hieracium laevigatum	+	+		+					
	Dryopteris spinulosa		+				+	1	+	+
	Stellaria holostea				+			+		
	Carex acutiformis							2	2	1
	Calamagrostis canescens							1		1
	Lysimachia thyrsiflora								1	+
	Galeopsis bifida					+	+			

Ausserdem: *Phragmites communis, Lythrum salicaria* (9); *Deschampsia flexuosa, Sphagnum* spec. (8); *Corylus avellana* (7); *Fagus sylvatica, Vaccinium myrtillus* (4); *Hieracium sabaudum, Moehringia trinervia, Galium aparine, Achillea ptarmica* (5); *Viburnum opulus, Rosa canina, Cirsium palustre, Lychnis flos-cuculi, Carex fusca, Majanthemum bifolium* (3); *Pyrus communis, Poa pratensis, Festuca ovina, Genista anglica, Galium saxatile* (1); *Veronica officinalis, Comarum palustre* (6).

3. Vergleichende Betrachtung und Systematik

Aus den wenigen bisher aus Mitteleuropa publizierten Vegetationstabellen ergeben sich für die *Frangula*-Gebüsche mesophiler Standorte ein gemeinsamer Gehölzgrundbestand von *Populus tremula, Frangula alnus, Betula, Sorbus aucuparia* sowie azidophiler Arten wie *Vaccinium myrtillus, Deschampsia flexuosa* und *Melampyrum pratense* in der Bodenvegetation. Hierdurch unterscheiden sie sich eindeutig von den anspruchsvolleren Gebüschen der *Prunetalia spinosae* (incl. der *Rubus-Frangula*-Ass. Neumann ap. Tüxen 1952). Neben den oben erwähnten Gemeinsamkeiten bestehen

Tabelle 3

Agrostis-Frangula-Ges.

Aufnahme-Nr. Höhe in 10 m über NN Artenzahl	1 50 12	2 60 13	3 59 18	4 56 17	5 59 15	6 50 18	7 62 15	8 56 14	9 53 17	10 56 22	11 50 19	12 54 16	13 56 12
G: *Betula pendula* et *carpatica*	3	2	2	2	2	4	3	3	2	1	4	2	1
Sorbus aucuparia			1	+		1	+	1	1	+	1	2	1
Populus tremula	3	4	4	+	4		3		1	4		3	
Frangula alnus			1	3				4	4	1			4
Salix capraea			1		1	+	1		1	1			
Quercus robur	+	+				1	+				1		
Rosa canina	+	+		+									
Picea abies							+				+		
K: *Holcus mollis*	4	3	3	3		3	1	3	2	3	3	3	2
Agrostis tenuis	1			1	3	1	1	+	1	1	2	1	
Hieracium laevigatum			+	+	1	+	+	+	+	1	+		
Poa pratensis		1				1					+		
Anthoxanthum odoratum						+	+				+		
Lathyrus montanus			+									+	
Veronica officinalis										+	+		
Vaccinium myrtillus		1	1	+	1	3	3	+	1	+	3	1	4
V. vitis-idaea						1		1	3	+	+	1	2
Calluna vulgaris									+	+			1
Deschampsia flexuosa			1	1	1	2	4	2	3	2	2	2	2
Melampyrum pratense									1	2		2	2
Carex pilulifera					1			+	+				
Rubus fruticosus coll.	3			3		2		+	1	1	1	2	
Epilobium angustifolium	+	2	+	1		+					+		
Rubus idaeus	+		1	+								1	
Potentilla erecta	+									+	+	+	+
Lysimachia vulgaris													1
Galium mollugo	+	+	+										
Veronica chamaedrys	+					+							
Ajuga reptans		+	+		+								
Poa nemoralis		1	1										
Urtica dioica	+		+										
Ranunculus acer			+	+									
Achillea millefolium				+						+		+	
Pimpinella saxifraga		+										+	
Hypericum perforatum									+	+			
Campanula rotundifolia							+			+			
Festuca ovina										+	1		
Luzula pilosa								+				+	
Arnica montana					+		+						

Ausserdem: *Vicia cracca* (2); *Equisetum arvense* (3); *Salix aurita, Deschampsia caespitosa, Alchemilla vulgaris* (4); *Festuca rubra, Knautia arvensis, Ranunculus nemorosus, Convallaria majalis* (5); *Pinus sylvestris, Sieglingia decumbens* (6); *Pleurozium schreberi* (7); *Equisetum sylvaticum, Galeopsis bifida* (8); *Sarothamnus scoparius* (9); *Stellaria graminea, Trifolium medium* (10); *Sedum maximum, Rumex acetosa* (11).

Tabelle 4
Calamagrostis villosa-Frangula-Ges.

Aufnahme-Nr. Höhe in 10 m über NN Artenzahl	1 56 13	2 57 12	3 57 12	4 57 11	5 57 10	6 58 12	7 59 16	8 54 19	9 58 10	10 55 14	11 55 14	12 59 13	13 59 10	14 57 17
G: *Frangula alnus*	3	2	2	3	4	3	2	1	2	3	2	2	1	2
Betula pendula et *carpatica*	3	2	2	2	2	1	2	3		+	3	1	2	3
Populus tremula	2	4	4	2		2	4		3	1		4	4	3
Sorbus aucuparia				2			1	2		+	1	+		1
Picea abies	+	1	1			1	1	+				1		1
Pinus sylvestris	+				+		1	1	1					
Salix capraea								1		+				
S. aurita										1	+			
K: *Calamagrostis villosa*	1	3	3	4	2	4	4	3	4	3	3	4	4	4
Equisetum sylvaticum		1	1		2					3	2		+	2
Trientalis europaea				+	+	+	1							
Deschampsia flexuosa	2	1	1	2	1	2	2	2		1		1	2	1
Melampyrum pratense	1	+	+	1	+	2	1	1	1			1	1	
Vaccinium vitis-idaea	3	2	2	2	1	1	2	+		+	1	+	2	2
V. myrtillus	1	2	2	1	3	+	+	2			1			1
Calluna vulgaris	+	+	+					+						
Rubus fruticosus coll.							+	2	1	2	2			
Epilobium angustifolium								+		1				+
Rubus idaeus								1						
Holcus mollis							+	1	2	1	1	1		
Agrostis tenuis						+		1	1					
Hieracium laevigatum							+	+						
Potentilla erecta									+		+	+	+	
Lysimachia vulgaris										+	+	+		+
Galium uliginosum									+			+	+	
Juncus effusus											+			+
Majanthemum bifolium	+	+	+	1										+
Arnica montana	+						+							

Ausserdem: *Galium saxatile* (8); *Sanguisorba officinalis* (11); *Cirsium palustre, Pyrola secunda, Polytrichum* spec. (14).

innerhalb der azidophilen *Frangula*-Gebüsche merkliche Unterschiede zwischen den Tieflagen-Ausbildungen (planar bis submontan), die *Quercus* sowie zahlreiche wärmebedürftige *Quercus*-Begleiter aufweisen und den montanen Formen mit *Picea* und ihren Begleitpflanzen. Alle bisher bekannten Ausbildungen der *Quercus*-Stufe lassen sich im grundwasserfernen Bereich zum *Agrostio Franguletum* zusammenfassen (vgl. Tab. 5). Nach dem Anteil an subatlantischen Arten ergeben sich hier eine *Lonicera periclymenum*-Rasse (vgl. PASSARGE 1964), eine *Teucrium*-Rasse (vgl. KNAPP 1963, PASSARGE 1967) und

Tabelle 5

Regionale Gliederung mesophiler Frangula-Gebüsche

Spalte	a	b	c	d	e	f	g	h
Vegetationskomplex	1	2	2	2	1	2	3	3
Höhenlage in 10 m über NN	5	60	35	.	5	55	57	57
Zahl der Aufnahmen	12	9	7	5	8	13	6	8
mittlere Artenzahl	20	21	.	.	17	16	14	12
G: *Populus tremula**	52	42	32	5	54	43	43	53
Frangula alnus	42	52	52	2	22	32	52	52
Betula pendula et spec.	42	20	52		42	53	52	52
Sorbus aucuparia	41	32		1	51	41	51	21
Quercus robur	53	51	53	2	22	20		
Quercus petraea	10	41	41		10			
Rosa spec.	10			1	10	20		
Carpinus betulus		20		2	21			
Prunus avium	10	50		3				
Picea abies		30		2		10	31	41
Pinus sylvestris					21	10	31	20
K: *Vaccinium myrtillus*		52	52	4	52	52	31	52
Deschampsia flexuosa	31		52	1	52	52	42	52
Melampyrum pratense	21	10		1	20	21	41	51
Agrostis tenuis	51	21	51	2	41	41	20	10
Hieracium laevigatum	20	20	20	3	20	40	20	
Hypericum perforatum (pulch.)	30	20	(20)	3	20	10		
Poa pratensis	40	10			41	20		
Carex pilulifera	10		20	2	10	20		
Anthoxanthum odoratum	20			1	10	20		
Veronica officinalis	10	20			10	10		
Solidago virgaurea	10	40	40	1	10			
Pteridium aquilinum		31	41	1	21			
Hieracium murorum	10	40	30	3				
Calamagrostis villosa							54	53
Equisetum sylvaticum						00	22	41
Trientalis europaea							10	20
Vaccinium vitis-idaea					30	31	51	52
Holcus mollis	53	53	51	2	52	53	51	
Rubus fruticosus coll.	52	52	52	3	11	42	52	
R. idaeus	42	20				20	10	
Sarothamnus scoparius		10	41	3		10		
Teucrium scorodonia		42	51					
Lonicera periclymenum	32	21						

Spalte a—f: *Agrostio-Franguletum*

a. *Lonicera periclymenum*-Rasse nach PASSARGE (1962, 1964 u.n.p.)
b. *Teucrium*-Rasse nach PASSARGE (1967)
c. wie vor nach KNAPP (1963)
d. Normalrasse nach RODI (1961)
e. *Vaccinium*-Rasse nach PASSARGE (1964 u.n.p.)
f. wie vor nach PASSARGE (1971)

Spalte g—h: *Calamagrostio-Franguletum*

g. *Rubus*-Rasse nach PASSARGE (1971 u.n.p.)
h. Normalrasse vom Verf. n.p.

Vegetationskomplex

1. Planare Eichen- und Eichen-Buchenwälder
2. submontane Eichen- und Eichen-Buchenwälder
3. montane Fichten-Buchenwälder

* Die zweistelligen Zahlen geben für die Arten die Stetigkeitsklasse (1. Ziffer) sowie die mittlere Menge (2. Ziffer, 0 = +) an.

schliesslich eine östliche *Vaccinium*-Rasse mit *Pinus* (vgl. PASSARGE 1964, 1971) neben der gemässigten Normalrasse, wie sie z. B. RODI (1961) beschreibt. In der sächsischen Montanstufe mit von Natur aus *Picea*-reichen *Fagus*-Wäldern (vgl. HEYNERT 1964, PASSARGE 1971) ersetzt das *Calamagrostio villosae-Franguletum* als vikariierende Einheit die vorerwähnte Gesellschaft. Bisher gliedert sich diese Assoziation in eine ozeanische *Rubus*-Rasse sowie eine *Vaccinium*-reiche Normalrasse (vgl. Tab. 5 g—h).

Im Bereich ärmerer Grundwasserböden ergeben sich nur im Flachland merkliche Besonderheiten für die *Frangula*-Gebüsche. So sind ausser *Frangula*, *Betula* und *Populus tremula* sowie azidophilen Arten Feuchtezeiger wie *Betula pubescens* und *Molinia* mit stärkerem Anteil und weniger häufig ausserdem *Salix cinerea*, *S. aurita*, *Alnus*, *Lysimachia vulgaris* usw. vertreten. Da andererseits jene für die *Salix cinerea*-Sumpfgebüsche bezeichnenden Nässezeiger weitgehend fehlen, besteht auch zu diesen keine coenologische Verwandtschaft. (Dies gilt erst für *Sphagnum*-reiche *Frangula*-Gebüsche der *Salix aurita Frangula*-Ass. vgl. z. B. DOING 1963, KNAPP 1963, PANKOW u. PULZ 1965.) Somit sind die *Molinia-Frangula*-Gebüsche feuchter Standorte ebenfalls als selbständige Vegetationseinheit anzusehen.

Syngeographisch scheint sich abermals eine Ausbildung mit *Quercus robur* und *Quercus*-Begleitern (*Holcus mollis*, *Agrostis tenuis*, *Lonicera periclymenum* usw.) abzuheben (vgl. PASSARGE 1955, 1962, 1964, KAUSSMANN u. RIBBE 1968, RIBBE 1970), doch gibt es auch im Flachland Gehölze ohne die erwähnten Arten, deren Stellung noch nicht hinreichend geklärt erscheint (vgl. z. B. WALTHER 1950, MÖLLER 1961, JESCHKE 1964). Nah verwandt sind schliesslich die im boreoatlantischen Gebiet auftretenden *Molinia-Myrica*-Gebüsche (vgl. z. B. ALMQUIST 1929, JESCHKE 1963).

Nachdem die bisher beschriebenen azidophilen *Frangula*-Gebüsche als eigenständige Vegetationseinheiten erkannt wurden, die sich von allen benachbarten Gebüschgesellschaften klar abgrenzen, taucht die Frage nach ihrer Stellung im System der Pflanzengesellschaften auf. Die in Mitteleuropa vorherrschenden Auffassungen zur Systematik der Gebüsche lassen sich wie folgt gruppieren:

1. Reine Vertreter der Charakterartenlehre müssen die beschriebenen Vegetationseinheiten in Ermangelung eigener Charakterarten als Untereinheiten den entsprechenden Wäldern zuordnen. Das würde bedeuten, dass das *Agrostio-Franguletum* und das *Molinio-Franguletum* als Varianten den regionalen *Querceten* (z. B *Querceto-Betuletum*, *Quercetum medioeuropaeum*), das *Calamagrostio-Franguletum* aber den *Vaccinio*-Piceeten zugerodnet werden müssten. Als Kiritik wäre bei einem solchen Vorgehen anzumerken, dass floristisch wie soziologisch nah verwandte Vegetationseinheiten verschiedenen Klassen zugeordnet werden und damit der Zweck einer sinnvollen naturentsprechenden Systematik nicht gegeben ist.

Tabelle 6

Regionale Gliederung der Molinia-Frangula-Gebüsche

Spalte Zahl der Aufnahmen	a 9	b 6	c 6	d 3	e 8	f 5
G: *Frangula alnus*	53	53	52	32	53	54
Betula pendula	52	31	52	30	21	
Populus tremula	31	31	53		10	
Sorbus aucuparia	41				10	
Betula pubescens	31	42	30	33		
Salix cinerea	31	40			21	10
S. aurita	31		20	31		
Quercus robur	52	52	51			
K: *Molinia coerulea*	52	43	54	33	54	52
Potentilla erecta	41	40	50	20	40	50
Juncus effusus	20		20	10		30
Rubus fruticosus coll.	52	52	41	31	52	10
R. idaeus	31				41	
Deschampsia flexuosa	10		20	10	10	51
Festuca ovina	10	50	30	10		
Vaccinium myrtillus	10					31
Agrostis tenuis	20	41	10	20		
Poa pratensis	10	51		10		
Holcus mollis	42	32				
Lonicera periclymenum	32			10		

Spalte a—f: *Molinio-Franguletum*
a—d: *Quercus*-Ausbildung
e—f: Normalausbildung
a. nach PASSARGE (1962, 1964 u. n. p.)
b. nach PASSARGE (1955)
c. nach KAUSSMANN u. RIBBE (1968), RIBBE (1970)
d. nach WALTHER (1950)
e. nach MÖLLER (1961)
f. nach JESCHKE (1964)

2. Vertreter, die die Ergebnisse einer objektiven Analyse mit Hilfe von Kompromissen noch in das floristische System einzuordnen bemüht sind, versuchen bei fehlenden Charakterarten mit Hilfe eventueller Schwerpunktarten, Assoziations-Differenzialarten oder aber aufgrund der physiognomischen Selbständigkeit den Gebüschgesellschaften wenigstens Assoziationsrang im Rahmen von Verbänden und Ordnungen der Wälder zuzubilligen. Da eine Angliederung an vorhandene so begründete Gebüschklassen (z. B. *Crataego-Prunetea* bzw. *Frangulo-Salicetea auritae*) kaum möglich ist, würden im Endergebnis die beschriebenen Gebüschgesellschaften, wenn auch als selbständige Assoziationen, dem *Quercion roboris* bzw. *Vaccinio-Piceion* zuzuordnen sein. Die vorherige Kritik bleibt somit bestehen und wäre um den Vorwurf der Inkonsequenz zu erweitern.

3. Vertreter, die (wie der Verfasser) die Pflanzengesellschaften zunächst einmal als Struktureinheiten betrachten und damit den strukturellen Merkmalen (von der Physiognomie, über die Schichtung bis zur Kombination coeno-

logisch-strukturell gleichwertiger Artengruppen unter Berücksichtigung ihres mengenbedingten Bauwertes) entscheidende Bedeutung für die coenologische Affinität beimessen, müssen für die völlige Eigenständigkeit der Gebüsche als Formation plädieren. Kürzlich hat JAKUCS (1972) bei der vergleichenden Untersuchung von benachbarten Bioeinheiten (Rasen, Saum, Gebüsch und Wald) merkliche ökologische Unterschiede zwischen diesen nachgewiesen, die sich nicht oder nur teilweise in der floristischen Zusammensetzung, wohl aber eindeutig in der unterschiedlichen Struktur der Vegetationseinheiten widerspiegelten. Damit wurde ein Beweis für die grosse synökologische Aussagefähigkeit struktureller Merkmale erbracht, die zugleich Ausdruck von Funktionen im Beziehungs- und Wirkungsgefüge der Vegetation darstellen und damit als entscheidendes Wesensmerkmal der Vegetation anzusehen sind (vgl. SCAMONI, PASSARGE u. HOFMANN 1965). Diese Auffassung führt dazu, dass den Nadelwaldklassen und den Laubwaldklassen (*Alnetea*, *Carpino-Fagetea*, *Quercetea pubescentis*, *Quercetea roboris-petraeae*) analoge Gebüschklassen gegenüberstehen. Da es sich bei der beschriebenen *Frangula*-Gebüschen um azidophile Laubgebüsche handelt, korrespondieren sie ohne Zweifel mit den azidophilen Laubwäldern (von *Quercus*, *Fagus* usw.). Gemeinsam mit den verwandten Vegetationseinheiten der entsprechenden Kahlschlaggehölze sind daher die azidophilen *Frangula*-Gebüsche in einer selbständigen Klasse, für die als provisorischer Arbeitsname *Betulo-Franguletea* vorgeschlagen wurde (vgl. PASSARGE u. HOFMANN 1968), zu vereinigen. Hier in gehören die verwandten Einheiten *Molinio-Franguletum* und *Molinio-Myricetum* einem gemeinsamen Verband, dem *Molinio-Frangulion* an, dem ein *Agrostio-Frangulion* mit dem *Agrostio-Franguletum* und dem *Calamagrostio villosae-Franguletum* gegenübersteht. Nur auf diese Weise wird der natürlichen Verwandtschaft dieser Gebüsche gebührend Rechnung getragen, ohne den Vergleich mit den korrespondierenden Waldgesellschaften zu erschweren.

Zusammenfassend ergibt sich für die beschriebenen *Frangula*-Gebüsche somit die folgende systematische Stellung. Formation: Aestatifruticosa Klasse: *Betulo-Franguletea* (Doing 62) Pass. 68.

1. Verband: **Agrostio-Frangulion** Pass. 68
1. Ass.: **Agrostio-Franguletum** Pass. (64) 68 (vgl. Tab. 1,3)
2. Ass.: **Calamagrostio villosae-Franguletum** ass. nov. (vgl. Tab. 4)
2. Verband: **Molinio-Frangulion** Pass. 68
3. Ass.: **Molinio-Franguletum** Pass. (55) 68 (vgl. Tab. 2,6)

SCHRIFTTUM

1. ALMQUIST, E. (1929): Upplands vegetation och flora. Act Phytogeogr. Suecica **1**.
2. DOING, H. (1963): Übersicht der floristischen Zusammensetzung, der Struktur und der dynamischen Beziehungen niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Med. Landb. Hogesch. Wageningen **2**.

3. EBERHARDT, E.—KOPP, D.—PASSARGE, H. (1967): Standorte und Vegetation des Kirchleerauer Waldes im Schweizerischen Mittelland. Veröff. Geobot. Inst. Rübel **39,** 56—57.
4. HEYNERT, H. (1964): Das Pflanzenleben des Hohen Westerzgebirges. Dresden u. Leipzig.
5. JAKUCS, P. (1972): Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen. Budapest, **228** S.
6. JESCHKE, L. (1963): Ergebnisse der Inventarisierung schutzwürdiger Moore und Gewässer in Mecklenburg. Naturschutzarb. Meckl. **6,** 23—35.
7. JESCHKE, L. (1964): Die Vegetation der Stubnitz. Natur u. Naturschutz. Mecklenburg **2,** 134 S.
8. KAUSSMANN, B.—RIBBE, B. (1968): Die Vegetationsverhältnisse im Naturschutzgebiet »Töpferberg«. Arch. Nat. Meckl. **14,** 72—114.
9. KNAPP, R. (1963): Vegetation des Odenwaldes. Schr. R. Natursch. Darmstadt **6,** 150 S.
10. MÖLLER, H. (1961): Floristisch-soziologische Untersuchungen im Scharnhagener Moor (Dänische Wohld). Mitt. Arb. Gem. Flor. Schlesw.-Holst. Hamburg **9,** 1—64.
11. PANKOW, H. u. PULZ, R. (1965): Die Vegetation des Naturschutzgebietes »Gabelsee«. Natur u. Natursch. Meckl. **3,** 161—183.
12. PASSARGE, H. (1955): Die Pflanzengesellschaften der Wiesenlandschaft des Lübbenauer Spreewaldes. Feddes Repert. Beih. **135,** 194—231.
13. PASSARGE, H. (1964): Über Pflanzengesellschaften des Hagenower Landes. Arch. Nat. Meckl. **10,** 31—51.
14. PASSARGE, H. (1971): Beobachtungen über Wald-Pflanzengesellschaften im Raum Adorf (Vogtland). Ber. Arb. gem. sächs. Bot. NF **9,** 31—49.
15. PASSARGE, H. u. HOFMANN, G. (1968): Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes II. Pflanzensoziologie **16,** Jena 298 S.
16. RIBBE, B. (1970): Floristische Notizen aus der Lewitz. Naturschutz Arb. Meckl. **13,** 31—41.
17. RODI, D. (1961): Die Vegetations- und Standortsgliederung im Einzugsgebiet der Lein (Kreis Schwäbisch Gmünd). Veröff. Landesst. Natursch. Landsch. pfl. Baden-Württ. **27/28,** 76—167.
18. SCAMONI, A., PASSARGE, H. u. HOFMANN, G. (1965): Grundlagen zu einer objektiven Systematik der Pflanzengesellschaften. Feddes Repert. Beih. **142,** 117—132.
19. SOÓ, R. (1962/63): Systematische Übersicht der Pannonischen Pflanzengesellschaften 5,6. Die Gebirgswälder. Act. Bot. Hungaria **8,** 335—366; **9,** 123—150.
20. SOÓ, R. (1968): Synopsis systematico-geobotanica florae vegetationisque Hungariae III. Budapest.
21. TÜXEN, R. (1952): Hecken und Gebüsche. Mitt. Geogr. Ges. Hamburg **50,** 85—117.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 269—288 (1973)

ZUR SOZIOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER ZWERGBINSEN-GESELLSCHAFTEN UNGARNS (KLASSE ISOËTO-NANOJUNCETEA BR.-BL. ET TX. 1943)

Von

W. PIETSCH

BOTANISCHES INSTITUT, DRESDEN

(Eingegangen: am 1. Januar 1973)

The study is a new sociological classification of the dwarf rush vegetation (class *Isoëto-Nanojuncetea* series *Cyperetalia fusci*), on the basis of 341 surveys (13 associations, Plate 1). Three federations are distinguished: 1. a greater part of the Hungarian dwarf rush associations are included in the Central European and Euro-Asian *Elatini-Eleocharition ovatae*, on the mud flats of lakes riversides and rice fields (6 ass.: p. 276); 2. In similar habitats these are replaced in SE Hungary by the associations of the *Heleochloo-Cyperion* group (2 ass.: p. 276); 3. Besides the habitats mentioned above, the associations of *Radiolion linoidis* appear only in West Hungary (2 ass.: p. 276). The *Lythro-Gnaphalietum* is of a transitory character. The *Verbenion* associations described from Hungary are regarded by the author rather as »Gesellschaftsdurchdringung.«

Während mehrerer Exkursionen hatte ich Gelegenheit, die theorphytischen Zwergbinsen-Schlammbodengesellschaften Ungarns zu studieren. Herr Prof. R. Soó ermöglichte mir nicht nur im Herbst 1960 das Studium der Zwergbinsen-Gesellschaften Ungarns vorzunehmen, sondern er unterstützte mich bei auch der Beschaffung schwer zugänglicher ungarischer Literatur und unterzog vor allem im Sommer 1962 mein Material über die Neugliederung der *Cyperetalia fusci*-Gesellschaften SE-Europas einer kritischen Durchsicht. Ihm sei an dieser Stelle dafür recht herzlich gedankt. Bisher ist es nie dazu gekommen, die erarbeiteten Vorstellungen über die Vegetationsverhältnisse zwergbinsenreicher Gesellschaften SE-Europas zu publizieren, was nun durch vorliegenden Beitrag nachgeholt werden soll. Eigene, bisher noch unveröffentlichte soziologische Aufnahmen werden dabei gleichzeitig mitgeteilt.

Historischer Überblick

Die Zwergbinsen-Gesellschaften der Klasse *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943 wurden zuerst aus dem westlichen Teil Europas, insbesondere der Schweiz und SW-Frankreichs, beschrieben. Die um 1920 einsetzende moderne Vegetationskunde hat von Anfang an auch diesen von oft kleinwüchsigen therophytischen Arten gebildeten Gesellschaften ihre Aufmerksamkeit geschenkt (ALLORGE 1921, 1922; SOÓ 1927). Besonders eingehend wurden die Pflanzengesellschaften der Teichböden und ähnlicher Standorte untersucht (siehe die ausführliche Literatur bei PIETSCH u. MÜLLER-STOLL 1968). KOCH (1926) vereinte die ihm aus der Linthebene am Zürich-See bekannten Zwergbinsen-Gesellschaften in einem eigenen Verband, *Nanocyperion flavescentis*, der später eine der bekanntesten Vegetationseinheiten Europas wurde.

Aus dem westlichen und südwestlichen Europa berichtet BRAUN-BLANQUET (1935) über eine therophytenreiche Vegetation unter dem Namen *Isoëtetalia* Br.-Bl. 1931 mit den beiden Verbänden *Preslion cervinae* und *Isoëtion*. Diese beiden Verbände werden später mit dem *Nanocyperion flavescentis* Koch 1926 zusammen, aufgrund des gemeinsamen Vorkommens niedrigwüchsiger *Juncus*-Arten, wie z. B. *Juncus bufonius*, *J. capitatus*, *J. tenageia* und *J. pygmaeus*, in der Ordnung *Isoëtetalia* zusammengefasst. Während die beiden Verbände *Isoëtion* und *Preslion* durch das gemeinsame Auftreten von geophytischen *Isoëtes*- und therophytischen Zwergbinsen-Arten gekennzeichnet sind, setzen sich die Gesellschaften des *Nanocyperion*

flavescentis fast ausschliesslich nur aus einjährigen, niedrigwüchsigen Pflanzen zusammen, unter denen *Juncus*- und *Cyperus*-Arten den Hauptanteil der Vegetation bilden. Diese Tatsache veranlasste deshalb bereits KLIKA (1935), die Ordnung *Isoëtetalia* aufzuteilen und für das *Nanocyperion flavescentis* eine eigene Ordnung *Nanocyperetalia* aufzustellen, ohne jedoch eine Gruppe eigener Ordnungskennarten auszuscheiden.

Von allen *Nanocyperion*-Gesellschaften Mitteleuropas wurde das zuerst aus der Schweiz beschriebene *Eleocharitetum ovatae* (Koch 1926) Moor 1936 von den unterschiedlichsten Standorten in den verschiedensten Varianten und pflanzengeographischen Rassen beschrieben; es erwies sich als die am häufigsten und am weitesten in Europa verbreitete Zwergbinsen-Gesellschaft überhaupt. Das Vorkommen an einer Vielzahl neuer Standorte, wie z. B. zeitweilig trockenfallende Ufer an Flüssen und Talsperren und auch in Reisfeldern S- und SE-Europas führt zu einer Vielzahl von Beschreibungen unterschiedlichster Vegetationsstrukturen, denen aber dennoch eine bestimmte gemeinsame Artengarnitur zugrunde liegt. Aus SE-Europa wird später das *Fimbristylion dichotomae* Horvatič 1954 als ein neuer Verband von Flussufern des südlichen Jugoslawiens neben dem *Nanocyperion flavescentis* innerhalb der *Isoëtetalia* beschrieben (HORVATIČ 1954). Zeitweilig wurden sogar therophytische Gesellschaften halischer Standorte der *Thero-Salicornietea*-Vegetation in die nähere Verwandtschaft der *Isoëto-Nanojuncetea* eingereiht. Das *Cypero-Spergularion salinae* Slavnič 1948 und das *Crypsidion aculeatae* Pignatti 1954 wurden aufgrund des ephemeren Charakters ihrer Gesellschaften in die *Isoëto-Nanojuncetea* eingeordnet und dem *Nanocyperion flavescentis* Koch 1926 als eigener Verband gegenübergestellt (z. B. *Nanocyperion* non KOCH). Das *Cypero-Spergularion* Slavnič 1948 gehört jedoch nach Soó (1957, 1964, 1971) eindeutig in die Klasse der *Puccinellio-Salicornietea* Topa 1939 innerhalb der Ordnung *Thero-Salicornietalia* Tx. 1954 ex Tx. et Oberd. 1958.

Ein aus SE-Europa bekannt gewordener Verband therophytischer Arten zeitweilig überfluteter Ruderalstandorte, das *Verbenion supinae* Slavnič 1951, eine den den *Bidentetea*-Gesellschaften nahestehende Vegetation, wird vielfach von Arten der Zwergbinsen-Gesellschaften durchdrungen. Diese Tatsache führte dazu, die zwergbinsenreichen Ausbildungen des *Verbenion supinae* dem *Nanocyperion flavescentis* als gleichberechtigten Verband innerhalb der *Isoëto-Nanojuncetea* gegenüberzustellen.

Später wurden die therophytischen Bestände Mittel-, E- und SE-Europas, vor allem durch das Auftreten von *Cyperus fuscus* gekennzeichnet, in einer eigenen Ordnung, den *Cyperetalia fusci* (PIETSCH 1961, PIETSCH u. MÜLLER-STOLL 1968), zusammengefasst. Durch zahlreiche Kennarten unterscheiden sie sicht gut von den therophytischen Ausbildungen W-und SW-Europas, der Vegetation der eigentlichen *Isoëtetalia*, die künftig besser als *Isoëto-Juncetalia pygmaei* zu bezeichnen ist. Da *Cyperus flavescens* den meisten Ausbildungen der Teich- und Fluss-schlammgesellschaften Mitteleuropas fehlt, dies gilt auch für den pannonischen Florenbezirk (siehe Tab. 1), musste die Bezeichnung der Ordnung nach *Cyperus fuscus* vorgenommen werden. Aus dem gleichen Grunde kann die Verbandsbezeichnung *Nanocyperion flavescentis* nicht weiter aufrecht erhalten werden. *Cyperus flavescens* ist als lokale KC vielmehr im südlichen und südwestlichen Europa verbreitet, wo sie typische, eigene Vegetationsverhältnisse kennzeichnet, die sich wesentlich von denen der anderen Zwergbinsen-Gesellschaften unterscheiden. Anhand eines umfrangreichen soziologischen Materials konnte eine monographische Bearbeitung dieser therophytischen Gesellschaften vorgenommen werden (PIETSCH 1965). Danach wird das *Nanocyperion flavescentis* sensu KOCH (1926) aufgelöst; innerhalb der Ordnung *Cyperetalia fusci* werden vier verschiedene Verbände unterschieden, die sich nach floristischen, chorologischen und ökologischen Merkmalen gut voneinander abgrenzen lassen. Es sind das *Elatini-Eleocharition ovatae*, das *Radiolion linoidis*, das *Carici (pulchellae)-Cyperion* und das *Heleochloo-Cyperion*. Ausgehend von den Vegetationsverhältnissen der atlantischen Gebiete SW-Frankreichs, Spaniens und Portugals gelangte BRAUN-BLANOQET (1967) ebenfalls zu der Auffassung, das *Nanocyperion flavescentis* in mehrere Einzelverbände aufzulösen. Es sind das Eu-*Nanocyperion flavescentis* (es umfasst die eigentlichen *Cyperus flavescens*-reichen Gesellschaften), das *Cicendion* Br.-Bl. 1967 und das *Heleochloion* Br.-Bl. 1952. Der letzte Verband enthält die ursprünglich als *Heleochloetalia* Br.-Bl. 1952 in die *Chenopodietea* eingeordnete Vegetation] S-Europas. Ausserdem wurde von RIVAS-GODAY u. RIVAS-MARTINEZ (1963) ein *Lythrion tribracteati* aufgestellt. Da sowohl RIVAS-GODAY u. Mitarb. (1953, 1963) als auch BRAUN-BLANQUET (1967), von ihren stark mediterran beeinflussten Verhältnissen S- und SW-Europeas ausgehend, eine Aufstellung einer zweiten Ordnung innerhalb der *Isoëto-Nanojuncetea* nicht für erforderlich halten, werden also alle von ihnen genannten vier Verbände gemeinsam mit dem *Preslion* und dem *Isoëtion* innerhalb der *Isotëetalia* Br.-Bl. 1931 zusammengefasst. Die *Cyperetalia fusci* sind jedoch nach unserer Auffassung und nach Beurteilung der aus diesen Gebieten publizierten Literatur dort nur äusserst selten und dann nur in fragmentarischer Entwicklung vorhanden. Die Gesellschaften dieser Ordnung haben ihr

Hauptareal in Mitteleuropa und reichen weit in den eurosibirischen Raum hinein und fehlen in SW-Europa, dem Hauptverbreitungsgebiet der *Isoëto-Juncetalia pygmaei*, des *Isoëtion* und *Preslion cervinae* bis auf wenige Ausnahmen.

Die von uns erarbeitete Vorstellung der Gliederung der Zwergbinsen-Gesellschaften überhaupt und derjenigen SE-Europas im besonderen wurde für Jugoslawien übernommen und anerkannt (siehe Anmerkungen bei Horvatič 1963) und fand auch später teilweise Eingang in die Vegetationssystematik Ungarns (Soó 1964). So wurde eine erste Untergliederung der Kennarten des *Nanocyperion flavescentis* in mehrere Gruppen auch für Ungarn durch Soó (1968) vorgenommen. Danach werden die *Elatine*-Arten *E. alsinastrum*, *E. campylosperma*, *E. triandra* und *E. hydropiper* in einer Gruppe mit Kontakten zu Ausbildungen des *Potamion* die Arten *Centunculus minimus*, *Hypericum humifusum* und *Juncus capitatus* mit Kontakten, zum *Aperion* in einer Gruppe und *Blackstonia acuminata*, *Centaurium pulchellum*, *Pulicaria vulgaris* und *Potentilla supina* in einer weiteren Gruppe mit Beziehungen zu den *Bidentetea*, zusammengefasst, jedoch noch innerhalb des *Nanocyperion* belassen.

Die Cyperetalia fusci-Gesellschaften Ungarns

Die Struktur der ungarischen Zwergbinsen-Schlammboden-Gesellschaften der Klasse *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943 wird durch die besonderen klimatischen, edaphischen und pflanzengeographischen Verhältnisse des pannonischen Raumes bestimmt. Es fehlen deshalb Arten mit ausgesprochen atlantisch-subatlantischer Verbreitung; dafür treten solche mit mediterranem bzw. atlantisch-mediterranem Schwerpunkt auf, die den ungarischen Ausbildungen im Vergleich zu den Verhältnissen Mittel- und W-Europas ein besonderes Gepräge verleihen.

Folgende Kennarten der *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943 sind in Ungarn anzutreffen:

Juncus bufonius L.
(incl. *J. nasthantus*)
Juncus tenageia Ehrh.
Juncus capitatus Weig. (lok.)
Lythrum hyssopifolia L.
Plantago major L.
ssp. *intermedia* (Godr) Arc.
Cyperus flavescens L. (lok.)
Centaurium pulchellum
(Sw.) Druce

Die soziologischen Verhältnisse der ungarischen Zwergbinsen-Gesellschaften sollen am Beispie leiner Übersichtstabelle (Tab. 1) besprochen werden; ihr liegen 341 Einzelaufnahmen zugrunde (publizierte Aufnahmen ungarischer Autoren und eigenes, von mir während verschiedener Exkursionen gesammeltes, bisher nicht publiziertes Material). Die Klassenkennarten sind nicht in allen Gesellschaften gleich häufig vertreten, so fehlen sie z. B. vielen *Elatine*- und *Lindernia*-reichen Ausbildungen innerhalb der Becken von Reisfeldkulturen. Allen Gesellschaften ist jedoch *Cyperus fuscus* in beachtlich hoher Stetigkeit gemeinsam, womit ihre Zugehörigkeit zur Ordnung der *Cyperetalia fusci* bestätigt wird.

Mentha pulegium wird bereits von Soó (1968) aus der Gruppe der Klassenkennarten herausgenommen und zu den Kennarten des *Verbenion supinae* gestellt.

Sämtliche Zwergbinsen-Gesellschaften Ungarns gehören in die Ordnung der *Cyperetalia fusci* (Klika 1935) Müller-Stoll u. Pietsch 1961 (Pietsch 1961).

Standorte dieser Gesellschaften in Ungarn sind: Der sandige Schlamm der Flussufer (Timár 1943, 1948, 1950b, 1954; Bodrogközy 1958; Pietsch 1961), die zeitweilig überschwemmten Lehm- und Natronböden in Fischteichen und dem Inundationsbereich bzw. Überschwemmungsbereich von Flüssen und Altwässern (Timár 1947, 1950; Timár u. Bodrogközy 1959; Pietsch 1961), der trockenfallende Boden von Reisfeldern (Ubrizsy 1948, 1961) und die periodisch, zeitweise überfluteten Schlammflächen von humusgebundenem Kultur- und Halbkultur-Sandboden (Bodrogközy 1958). Nur im westlichen Ungarn sind es feuchte, zeitweilig überschwemmte Feld- und Waldwege, Weideplätze und vereinzelt Ackerkulturen (Pócs 1954, 1958 ex Soó 1964). Bisher einmalig in Europa sind die durch Timár (1943) unter Mitarbeit von B. Zólyomi bekanntgewordenen Standorte einer *Cyperus fuscus*-reichen Zwergbinsen-Gesellschaft an Lagerplätzen von Flössen, sowie in Lücken zwischen den einzelnen Holzstämmen. Es handelt sich hier um einen besonders extremen Standort; den Pflanzen steht nur eine Vegetationsperiode zur Verfügung.

In seiner pflanzengeographischen Gliederung Ungarns führt Soó (1961, 1964, 1966) für das Gebiet des Crisicum die besonders mannigfaltige Schlammvegetation der Alluvionen an. Bezeichnende Gesellschaften werden von *Dichostylis michelianus* und *Gnaphalium uliginosum*, von *Eleocharis acicularis* f. *annua* und *Schoenoplectus supinus* und von *Heliotropium europaeum*, *Verbena supina* und *Mentha pulegium* gebildet. Die Becken der Reisfeldkulturen im Alföld sind ebenfalls sehr günstige Standorte für *Lindernia*- und *Elatine*-reiche Zwergbinsen-Gesellschaften (Ubrizsy 1961). Im südlichen Kiskunság gedeiht eine *Gnaphalium luteo-album*- und *Lythrum hyssopifolia*-reiche Therophyten-Gesellschaft, auf zeitweilig überflutetem Kultur- und Halbkultur-Sandboden, die zwar als *Cypero-Juncetum bufoni* Soó et Csűrös (1936) 1944 beschrieben wurde, besser aber als *Lythro-Gnaphalietum luteo-albi* (Bodrogközy 1958) zu bezeichnen wäre. Nur aus dem Praeillyricum, dem Belső-Somogy, Őrség und dem südlichen Donautal werden vereinzelte Vorkommen von *Radiola linoides*, *Juncus capitatus*, *Hypericum humifusum*, *Isolepia setacea*, *Centunculus minimus* und *Juncus tenageia* angegeben (Soó 1957, 1964, 1968; Pócs 1954; Horvát 1965).

In Ungarn sind folgende Kennarten der *Cyperetalia fusci* vertreten:

Cyperus fuscus L.
Gnaphalium uliginosum L.
Gnaphalium luteo-album L.
Gypsophila muralis L.
Limosella aquatica L.
Peplis portula L.
Eleocharis acicularis (L.) R. et Sch. fo. *annua*
Potentilla supina L.
Schoenoplectus supinus (L.) Palla (lok.)
Riccia glauca L. (DO)
Botrydium granulatum L. (DO)

Die Zwergbinsen-Schlammbodenvegetation Ungarns, in zahlreichen Publikationen beschrieben, wurde bisher in das *Nanocyperion flavescentis* eingeordnet, ausgenommen einige Durchdringungen innerhalb des *Verbenion supini*.

Die *Cyperetalia fusci*-Gesellschaften Ungarns gehören nach unserer Auffassung drei verschiedenen Verbänden an, die im folgenden kurz besprochen werden.

Gesellschaften des Elatini-Eleocharition ovatae (Tab. 1, Spalte 1—6)

In diesen mitteleuropäisch-eurasisch verbreiteten Verband gehört die Mehrzahl der ungarischen Zwergbinsen-Bestände. Es sind die Teichschlamm-Gesellschaften im eigentlichen Sinne, therophytische Gesellschaften auf Böden periodisch entwässerter natürlicher und künstlicher Wasserbecken wie Fischteiche und Reisfelder sowie trockenfallende Uferränder fliessender Gewässer einschliesslich Altwässer in Überschwemmungsgebieten. Die ökologische Besonderheit besteht in der Abhängigkeit ihrer Entwicklung von den Schwankungen des Wasserspiegels. Einige Arten, wie z. B. *Elatine alsinastrum*, *E. triandra*, *Lindernia procumbens*, *Peplis portula*, *Eleocharis ovata* und *Limosella aquatica*, vermögen bereits bei geringer Wasserbedeckung ihre Keimung einzuleiten und vertragen auch ein Wiederüberfluten ihrer Standorte.

Hierher gehören folgende Kennarten und Gesellschaften: VC-*Elatini-Eleocharition* Pietsch 1965:

Eleocharis ovata (Roth) R. et Sch.

Elatine alsinastrum L.
Elatine triandra Schk.
Lindernia procumbens (Krocker)Borbás (lok.OC)

DVC: *Riccia ciliata* L.
Riccia canaliculata Hoffm.

a) Eu-*Eleocharition ovatae* subfoed. nov.:

1) Teichboden-Zwergbinsen-Gesellschaften

1. *Eleocharito-Caricetum bohemicae* (Klika 35) em. Pietsch 1961
C-Ass.: *Eleocharis ovata* (Roth) R. et Sch.
Carex bohemica Schreb.

2. *Lindernio- Eleocharitetum ovatae* (Simon 1950) Pietsch 1961
C-Ass.: *Lindernia procumbens* (Krocker) Borbás
Eleocharis ovata (Roth) R. et Sch.

2) Flussufer-Zwergbinsen-Gesellschaften

3. *Cypero-Juncetum bufoni* Soó et Csűrös (1936) 1944

4. *Dichostylidi-Gnaphalietum uliginosi* Soó et Timár 1947

C-Ass.: *Juncus bufonius* L. *Cyperus fuscus* L.

C-Ass.: *Dichostylis michelianus* (L.) Nees
Gnaphalium uliginosum L.

b) *Elatini-Lindernion pyxidariae* (Ubrizsy 1948) subfoed. nov.: Reisfeld-Zwergbinsen-Gesellschaften

UVC: *Lindernia procumbens* (Krocker) Borbás
Elatine alsinastrum L.

Schoenoplectus supinus (L.) Palla
DUV: *Ludwigia palustris* (L.) Elliot
Marsilea quadrifolia L.

5. *Elatini-Lindernietum pyxidariae* Ubrizsy 1948
C-Ass.: *Elatine triandra* Schk.

Lindernia procumbens (Krocker) Borbás
Elatine campylosperma Seub.

6. *Eleocharito (acicularis)-Schoenoplectetum supini* Soó et Ubrizsy 1948
C-Ass.: *Eleocharis acicularis* (L.) R. et Sch. f. *annua*
Schoenoplectus supinus (L.) Palla

Bei den ersten beiden Gesellschaften handelt es sich um Teichboden-Gesellschaften im eigentlichen Sinne, die jedoch in Ungarn äusserst selten anzutreffen sind (Simon 1950, 1957; Soó 1957, 1964, 1968). Sie treten im angrenzenden österreichischen Gebiete des Waldviertels (briefl. Mitt. durch Herrn Prof. G. Wendelberger 1963 in Pietsch u. Müller-Stoll 1968) oder in einigen Teichen der slowakischen Tiefebene (Hejný 1960) erst wieder häufiger auf. Die im Wuchs am üppigsten und an Kennarten reichste Ausbildung sind die Bestände der Reisfeld-Sekundärvegetation. Es ist eine Reisfeld-Schlammvegetation, die durch eine besondere Massenentfaltung verschiedener *Elatine*-Arten, *Lindernia procumbens* und vereinzelt auch *Schoenoplectus supinus* gekennzeichnet ist. Wir fassen deshalb diese Vegetation in einem eigenen Unterverband als *Elatini-Lindernion pyxidariae* gegenüber den anderen Ausbildungen des Eu-*Eleocharition ovatae* der Fischteiche, Flussufer und Altwässer zusammen. Gemeinsam mit den jugoslawischen, russischen und mittelasiatischen Ausbildungen werden sie von denen der Reisfelder Spaniens, Portugals und Oberitaliens, in denen die *Cyperus*-Arten vorherrschen und einen eigenen Unterverband *Cypero-Lindernion dubiae* kennzeichnen, abgegrenzt. Einer Einorduung der *Lindernia procuunbens* und *Elatine*-reichen Reisfeld-Schlammboden-Vegetation als eigener Verband *Elatini-Lindernion pyxidariae*, wie sie Holub u. Mitarb. (1967) in die *Littorelletea* bzw. *Juncetea bulbosi* vorschlagen, kann in Übereinstimmung mit Soó (1968) nicht zugestimmt werden. Das *Elatini-Lindernion* umfasst vielmehr eine charakteristische, therophytische Zwergbinsen-Vegetation der Reisfelder innerhalb der *Cyperetalia fusci*. Das *Elatini-Lindernietum* Ubrizsy 1948 (Tab. 1, Spalte 2)

ist dabei die typischste Gesellschaft; das *Drepanocladetum kneiffii* Ubrizsy 1961 ist am besten als eine besondere Variante der Hauptassoziation aufzufassen.

Eine besondere Stellung nehmen *Eleocharis acicularis* und *Schoenoplectus supinus* innerhalb der südosteuropäischen Reisfeldvegetation ein. *Eleocharis acicularis*, die in Mittel-, West- und Nord-Europa als Kennart zahlreicher *Littorelletalia-* bzw. *Juncetea bulbosi*-Gesellschaften vorkommt, erreicht in SE-Europa offenbar ihre Arealgrenze und tritt hier als lokaler Therophyt auf. *Eleocharis acicularis* wäre so als der einzige Vertreter der *Littorelletalia* anzusehen. An vorwiegend natürlichen Standorten sind die beiden für Ungarn charakteristischen Flussufer-Schlammboden-Gesellschaften auf den trockenfallenden Ufern der Theiss, Donau, Körös und Maros verbreitet (Timár 1943, 1947, 1948, 1950, 1954, 1957; Timár u. Bodrogközy 1959; Pietsch 1961). Das rasche Absinken des Wasserspiegels, der geringe Feuchtigkeitsgehalt der bodennahen Luftschicht und die geringe, nur für kurze Zeit gewährleistete Durchfeuchtung des Bodensubstrates ermöglichen nur noch rasch keimenden Arten, wie z. B. *Juncus bufonius*, *Cyperus fuscus*, *Dichostylis micheliauns*, *Potentilla supina*, *Gnaphalium uliginosum*, geeignete Entwicklungsbedingungen.

Das *Cypero-Juncetum bufoni* Soó et Csűrös (1936) 1944 (Tab. 1, Spalte 6) ist als eine südosteuropäische Ausbildung des *Cypero* (*fusci-*)*-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960 auf sandigem, humusarmem Bodensubstrat anzusehen. Das Fehlen von für die mitteleuropäische Gesellschaft bezeichnenden Arten, wie *Elatine alsinastrum*, *Lindernia*, *Peplis* und auch *Limosella* ist auf die besonderen klimatischen Verhältnisse im pannonischen Florenbereich zurückzuführen. Aufgrund eigener Aufnahmen wird die Gesellschaft in eine typische Subass. mit zahlreichen Varianten und eine Subass. von *Chenopodium rubrum* untergliedert. Das *Dichostylidi-Gnaphalietum uliginosi* (Horvatić 31) Soó et Timár 1947 (Tab. 1, Spalte 5) lässt sich ebenfalls mit dem mitteleuropäischen *Cypero* (*fusci*)*-Limoselletum*, jedoch auf karbonatreichen, lehmig-sandigen Standorten, vergleichen, an denen es teilweise zu Durchdringungen mit Arten mediterran-atlantischer Verbreitung kommt. Eine typische Subass., mit optimal entwickelten *Cyperus fuscus*, *Limosella*, *Potentilla supina* und *Gnaphalium uliginosum*, ist von einer Subass. von *Heleochloa alopecuroides* sensu Timár (1950, Tab. 13, Aufn. 2, 5, 7, 8 u. 9), mit *Heleochloa schoenoides*, *Cyperus glomeratus* und *Lythrum tribracteatum* als weiteren Differentialarten zu unterscheiden. Je nach den Durchdringungen mit verschiedenen Unkrautarten lassen sich ausserdem in beiden Ausbildungen verschiedene Varianten erkennen (Timár 1950; Pietsch 1961, Tab. 20, Aufn. 11—30).

Dichostylis michelianus, die bis auf wenige Ausnahmen den Standorten Mitteleuropas fehlt, zählt zu den Besonderheiten der ungarischen Zwergbinsenvegetation; übrigens sind ihre Bestände für ganz SE-Europa charak-

Tabelle 1

Übersicht über die Zwergbinsen-Gesellschaften Ungarns

No. der Assoziation Anzahl der Aufnahmen	1 7	2 14	3 7	4 93
KC-Isoëto-Nanojuncetea:				
Juncus bufonius L.	II +—1	.	.	II+
Lythrum hyssopifolia L.	.	I+—1	.	III+—1
Plantago major L. ssp. *pleiosperma* Pilger	.	I+	.	III+
Juncus tenageia Ehrh.	.	.	.	II+
Cyperus flavescens L.	.	.	.	.
OC-Cyperetalia fusci:				
Cyperus fuscus L.	V+—3	I+	.	IV+—2
Limosella aquatica L.	V+—2	III+—2	V+—1	IV+—2
Schoenoplectus supinus (L.) Palla	III+—2	III—2	.	V1—2
Eleocharis acicularis (L.) R. et Sch. f. *annua*	IV1—2	IV+—1	.	V1—5
Gnaphalium uliginosum L.	III+	.	.	.
Potentilla supina L.	.	.	.	I+
Gnaphalium luteo-album L.	.	.	.	I+
Gypsophila muralis L.	.	.	.	III+—1
Peplis portula L.	.	II+—1	.	IV+—2
DO:				
Riccia glauca L.	III+—3	.	.	.
Botrydium granulatum L.	III+—3	.	.	.
Callitriche palustris L.	V1—2	.	.	III+—1
1 VC-Elatini-Eleocharition ovatae:				
Lindernia procumbens (Krocker) Borbás	IV+—1	V+—3	V+—1	IV+—2
Elatine triandra Schk.	II+—1	V+—5	V+—2	V1—3
Elatine alsinastrum L.	V1—4	V+—3	II+—1	IV+—3
Elatine campylosperma Seub.	.	V+—4	V+—4	V1—3
Eleocharis ovata (Roth) R. et Sch.	V1—4	.	.	.
DV:				
Riccia canaliculata Hoffm.	I+	.	.	.
Alisma gramineum Lej.	.	II+	IV+—1	IV+—2
Riccia crystallina L.	I+	.	.	.
Marsilea quadrifolia L.	.	.	.	IV+—4
2 VC-Heleochloo-Cyperion:				
Cyperus glomeratus L.	.	.	.	II+—1
Heleochloa alopecuroides (Pill. et Mitterp.) Host	.	.	.	II+
Dichostylis michelianus (L.) Nees	III+—1	.	.	.
Heleochloa schoenoides (L.) Host	.	.	.	.
Lythrum tribracteatum Salzm. (DV)	.	.	.	.
3 VC-Radiolion linoidis:				
Spergularia rubra (L.) J. et C. Presl	.	.	.	I+
Centunculus minimus L.	.	.	.	.
Isolepis setacea (L.) R. Br.	.	.	.	.
Hypericum humifusum L.	.	.	.	.
Radiola linoides Roth	.	.	.	.
Juncus capitatus Weig.	.	.	.	.

(*Klasse Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx.* **1943**)

5	6	7	8	9	10	11	12	13
79	56	15	20	9	11	30	(15)	(43)
II+—1	V1—4	V+—2	V+—3	V+—3	IV+—3	V1—4	II+—1	I+—1
II+	V+—2	III+—2	V+—3	III+—1	II+—1	V+—2	II+—1	III+—1
V+—1	V+—1	V+—2	V+—1	V+—3	V+—2	V+—2	.	.
.	I+	.	.	V+—4	II+—1	.	.	.
.	II+—2	.	.	I+	.	III+—2	.	.
V+—4	V1—5	V+—3	V+—4	V+—3	III+—2	IV1—5	I+	I+—1
III+—1	.	II+—1	I+—1	III+—3	.	.	.	.
II+—1	II+	III+—1	IV+—1	.	.	III+—2	.	.
I+	.	II+—2	.	II+—1	I+—1	.	.	.
V+—4	II+—4	IV+—3	.	V+—1	IV+—1	.	I+—1	II+—1
V+—4	V+—3	.	V+—4	II+—1	.	II+—1	.	IV+—2
I+	II1—3	.	.	I+—1	.	V+—4	.	I+
.	III+—1	.	.	.	III+—2	.	II+—3	I+—2
.	.	.	.	IV+—4	.	.	1—4	.
III+—2	IV+—3	I+	II+—1	II+—1	III+	.	.	.
III+—3	III+—2	.	I+—1	I+	II+	.	.	.
III+—1	.	.	.	II+—1	.	.	.	.
II+	.	.	.	.	.	.	I+	.
II+	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	III+—3	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
II+—1	I+	I+—1	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
I+	.	.	.	.	.	.	.	.
. .	.	.	.	.	.	.	.	.
II+—1	IV+—2	V+—3	V+—2	.	.	II2—3	.	.
II+—3	I+—1	V+—4	V+—3	.	.	.	.	I+—1
V+—3	I+	V+—2	II+—1	.	.	.	.	.
II+—1	.	V+—4	V+—2	.	.	II+—4	I+—1	I+—1
.	I+—2	IV+—1	IV+—2	.	.	.	I+	I+
.	.	.	.	I+—1	II+—1	.	.	I+—2
.	I+—1	.	.	III+—4	I+—3	.	.	.
.	.	.	.	II+—2	V+—4	.	.	.
.	.	.	.	III+—2	IV+—2	.	.	.
.	.	.	.	IV+—3	I+—1	.	.	.
.	.	.	.	III+—2	I+—1	.	.	.

No der Assoziation Anzahl der Aufnahmen	1 7	2 14	3 7	4 93
DV:				
Pleuridium alternifolium (Dicks.) Rabenh.	.	.	.	.
Anthoceros laevis L.	.	.	.	.
Anthoceros punctatus L.	.	.	.	.
Centaurium pulchellum-reiche Ausbildungen:	.	.	.	.
Centaurium pulchellum (Sw.) Druce	.	.	.	.
Veronica anagalloides Guss	.	.	.	.
Carex serotina Mérat	.	.	.	.
Blackstonia acuminata Dom.	III+—1	.	I+	.
Juncus articulatus L. em. Richter (D)				
VC **Verbenion supinae:**	.	.	.	III+
Mentha pulegium L.	.	.	.	.
Pulicaria vulgaris Gaertn.	.	.	.	III+
Verbena supina L.	.	.	.	.
Heliotropium supinum L.	.	.	.	.
Heliotropium europeaum L.				
Begleiter:				
a) **Potametea-** und **Lemnetea-**Arten:	.	III+—2	IV+—2	IV+—4
Lemna minor L.	.	I+	IV+—3	I1—3
Najas minor All.	.	III+—2	.	IV+—2
Chara div. spec.	.	III+—1	.	II+—1
Salvinia natans (L.) All.	.	I+—1	.	III+—2
Utricularia vulgaris L.	.	II+—1	.	II+—1
Lemna trisulca L.	.	.	.	II+
Potamogeton lucens L.				
b) **Phragmitetea-**Arten:	.	I+	.	III+—2
Alisma plantago-aquatica L.	.	III+—1	IV+—2	IV+—2
Alisma lanceolata With.	.	III+—1	III+	.
Eleocharis palustris (L.) R. et Sch.	.	.	.	V+—3
Typha angustifolia L.	.	.	.	II+—1
Bolboschoenus maritimus (L). Palla	.	.	.	II+
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	.	.	.	.
Veronica anagallis-aquatica L.	.	.	.	III+—1
Typha latifolia L.	.	.	.	III+—1
Schoenoplectus lacustris (L.) Palla	.	.	.	III+—1
Butomus umbellatus L.				
c) **Bidentetea-**Arten:	III+—1	II+—1	I+	IV+—1
Rorippa sylvestris (L.) Besser	II+—1	.	.	II+
Bidens tripartita L.	.	.	.	II+
Alopecurus geniculatus L.	.	II+	.	I+
Ranunculus sceleratus L.	.	.	.	I+
Xanthium strumarium L.	.	.	.	.
Polygonum lapathifolium L.	.	.	.	.
Xanthium italicum Mor.	.	.	.	.
Polygonum persicaria L.				

5 79	6 56	7 15	8 20	9 9	10 11	11 30	12 (15)	13 (43)
.	.	.	.	IV+—2	III+—1	.	.	.
.	.	.	.	III+—3	II+—1	.	.	.
.	.	.	.	II+—1	I	.	.	.
II+	III+—2	.	.	.	.	IV+—2	I+	.
.	V+—2	.	.	.	.	IV+—2	.	.
.	I+	.	.	.	.	II+—1	.	.
.	.	.	.	.	.	III+—2	.	.
I+	III+—2	.	.	.	.	V1—4	.	.
III+—1	V+—2	I+—1	IV+—3	.	.	.	V1—4	III+—1
I+	.	.	.	.	.	.	V+—5	IV+—2
.	.	.	.	.	.	.	II+—4	IV+—4
.	.	.	.	.	.	.	II+	V+—5
.	.	.	.	.	.	.	I+	III+—1
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.
IV+—2	I+	.	IV+—2	.	.	.	I+	I+
III+—1	IV+—2	.	.	.	.	I+—1	.	.
.	II+—1	.	III+—1	.	.	.	I+	I+—1
I+	II+—1	.	.	.	.	I+	I+	I+
.	II+—2	III+—2	V+—2	.	.	.	I+	I+—1
II+	II+—1	III+—2	IV+—2	.	.	.	.	.
IV+—2	IV+—1	III1—2	.	.	.	I+—2	.	.
.	III+—1	.	.	.	.	.	.	.
II+—1	.	.	.	.	.	.	.	.
.	II+—1	.	.	.	.	.	.	.
IV+—2	IV+—2	IV+—1	IV+—1	III+	III+	.	V+—2	V+
V+—2	V+—3	IV+—2	IV+—1	III+—1	IV+—1	III+—2	.	.
.	IV+—1	II+	II+—2	III+—1	III+	.	II+	.
IV+—2	IV+—2	.	.	II+	I+	.	.	.
II+—1	II+—1	II+—1	.	.	.	.	I+	III+—1
IV+—2	III+—1	II+—1	II+—2	.	.	IV+—2	.	.
II+—1	I+	II+—1	.	.	.	.	.	.
.	II+—1	IV+—2	III+	.	.	.	.	.

Tabelle 1 Fortsetzung

No. der Assoziation Anzahl der Aufnahmen	1 7	2 14	3 7	4 93
d) **Chenopodietea**-Arten:				
Chenopodium glaucum L.	.	.	.	.
Artiplex hastata L.	.	.	.	.
Chenopodium album L.	.	.	.	.
e) **Secalietea**-Arten:				
Echinochloa crus-galli (L.) P.B.	.	.	I+	V+—3
Capsella bursa-pastoris (L.) Med.	.	.	.	.
Eragrostis pilosa (L.) P.B.	.	.	.	I+
Conyza canadensis (L.) Cronqu.	.	.	.	.
Portulaca oleracea L.	.	.	.	.
Tripleurospermum maritimum (L.) Koch	.	.	.	.
f) **Plantaginetea**-Arten:				
Polygonum aviculare L.	.	.	.	III+
Juncus compressus Jacqu.	.	.	.	III+—1
Potentilla anserina L.	.	.	.	.
Potentilla reptans L.	.	.	.	.
Plantago major L.	.	.	.	.
Poa annua L.	.	.	.	.

*Legende zur Tabelle 1: **Übersicht** über die Zwergbinsen-Gesellschaften Ungarns (Klasse Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx.* **1943**)

Spalte 1: *Lindernio-Eleocharitetum ovatae* (Simon 1950) Pietsch 1961 1 Auth. nach SIMON (1950); 6 Aufn. nach PIETSCH 1967. (n. p.)
Spalte 2: *Elatini-Lindernietum pyxidariae* Ubrizsy 1948 8 Aufn. nach UBRIZSY 1948, 6 Aufn. nach UBRIZSY 1961
Spalte 3: *Drepanocladetum kneiffii* Ubrizsy 1961 7 Aufn. nach UBRIZSY 1961
Spalte 4: *Eleocharito (acicularis)-Schoenoplectetum supini* Soó et Ubrizsy 1948 70 Aufn. nach UBRIZSY 1961 und 23 Aufn. der *Marsilea quadrifolia* consoc. nach UBRIZSY 1961
Spalte 5: *Dichostylidi-Gnaphalietum uliginosi* Soó et Timár 1947 20 Aufn. typ. Subass. und 11 Aufn. Subass. v. *Heleochloa* nach TIMÁR (1950); 3 Aufn. nach TIMÁR (1948), 3 Aufn. nach PIETSCH (1961); 30 Aufn. nach PIETSCH (1961) und 12 Aufn. nach PIETSCH 1967 (n. p.).
Spalte 6: *Cypero-Junceteum bufoni* Soó et Csűrös (1936) 1944 6 Aufn. nach TIMÁR (1943); 5 Aufn. nach TIMÁR (1950b): 30 Aufn. nach PIETSCH 1961; 15 Aufn. nach PIETSCH (n.p.).
Spalte 7: *Dichostylidi-Heleochloetum alopecuroidis* (Timár 1950) 15 Aufn. nach PIETSCH (1961—1967, n. p.).

teristisch. Die Art kommt innerhalb des *Elatini-Eleocharition* im *Dichostylidi-Gnaphalietum uliginosi* vor, das als vikariierende Assoziation des *Eleocharito-Caricetum bohemicae* bzw. des *Cypero (fusci)-Limoselletum* anzusehen ist und in den subatlantisch beeinflussten Gebieten Mitteleuropas auf basenarmen, sauren Böden von Teichen und Flussufern durch *Eleocharis ovata*-reiche Bestände ersetzt wird.

Im mediterran beeinflussten SE-Europa leitet das *Dichostylidi-Gnaphalietum* zum *Dichostylidi-Heleochloetum* (Timár 1950) und zum *Dichostylidi-Fimbristylidetum dichotomae* Horvatić 1954 über, wo *Dichostylis michelianus*

5 79	6 56	7 15	8 20	9 9	10 11	11 30	12 (15)	13 (43)
III+—2	IV+—2	V+—1	V+—1	.	.	IV+—5	III—3	IV+—5
IV+—1	IV+—1	V+—2	.	.	.	III+—2	I+	II+
.	II+	.	.	.	.	I+	III+—1	V+—1
III+—1	V+—3	III+—3	III+—2	II+	.	III+—3	V+—1	V+—1
II+	II+—2	IV+	III+	III+	II+	.	I+	I+
III+—1	II+	.	II+—1	.	.	III+—3	V+—1	II+—3
.	III+	III+	I+—1	.	.	III+—1	I+	I+
II+—1	III+—1	IV+—1	.	.	.	I+—1	II+—1	II+—1
.	II+—1	.	II+	.	.	.	I+	I+
V+—1	.	IV+—2	.	IV+—1	III+—1	III+—1	V+—1	V+—2
.	III+—1	.	.	III+—1	III+—1	.	II+	II+—1
III+	II+	III+	.	IV+—1	III+—1	II+—1	I+	II+
.	I+	II+	.	II+	I+	I+	II+	I+
III+—1	.	.	.	II+—1	III+	.	II+	III+—2
II+	.	.	.	IV+—1	V+—1	.	.	.

Spalte 8: *Cyperetum fusci-pannonici* (Slavnić 1940) PIETSCH 1965 20 Aufn. nach PIETSCH (1961)
Spalte 9: *Centunculo-Radioletum linoidis* Krippel 1959 9 Aufn. nach PIETSCH (1961—1967. n.p.).
Spalte 10: *Stellario-Isolepidetum setaceae* (Koch 1926) Moor 1936 11 Aufn. nach PIETSCH (1961—1967, n. p.).
Spalte 11: *Lythro-Gnaphalietum luteo-albi* (Bodrogközy 1958) Pietsch 1961 30 Aufn. nach BODROGKÖZY (1958)
Spalte 12: *Pulicaria vulgaris — Mentha pulegium*-Ass. Slavnic 1951 10 Aufn. nach TIMÁR (1954); 5 Aufn. nach UBRIZSY (1961).
Spalte 13: *Heliotropio-Verbenetum supinae* Slavnić 1951 40 Aufn. nach TIMÁR (1954); 3 Aufn. nach UBRIZSY (1961).

Die Aufnahmen der beiden *Verbenion*-Gesellschaften (Tab. 1. Spalte 12 und 13) sind nur zum Zwecke des Vergleiches in die Übersichtstabelle eingereiht worden. Bei der Festlegung der Rangfolge der einzelnen Arten in den jeweiligen Einheiten der *Isoëto-Nanojuncetea* wurden sie nicht mit berücksichtigt.

Die Liste der Begleiter gibt keine vollständige Angabe aller in den ungarischen Zwergbinsen-Gesellschaften angetroffenen Arten. Es werden nur die wichtigsten, mit grösserer Häufigkeit auftretenden Begleiter aufgeführt.

auf rasch austrocknenden, karbonathaltigen und somit basenreichen Böden mit einer alkalischen Reaktion bis zu pH 8,8 vorherrscht. Zusammen mit den beiden *Heleochloa*-Arten und *Cyperus glomeratus* erreicht *Dichostylis michelianus* den Schwerpunkt der Verbreitung in den Gesellschaften des *Heleochloo-Cyperion* (Br.-Bl. 1952) Pietsch 1965.

Gesellschaften des Heleochloo-Cyperion
(Tab. 1, Spalte 7 u. 8)

Es handelt sich um einen Verband, der das mitteleuropäisch-eurasisch verbreitete *Elatini-Eleocharition ovatae* im mediterran beeinflussten Europa

vertritt und von Portugal über Spanien und SE-Europa bis nach Kaukasien verbreitet ist. Die Gesellschaften besiedeln entblössten Boden von Überschwemmungsgebieten der Flussläufe, Altwässer und Randpartien periodisch austrocknender Alkaliseen oder zeitweilig abgelassener Fischteiche auf Alkaliboden-Standorten. *Cyperus fuscus*, *C. glomeratus*, *Dichostylis* und *Fimbristylis dichotoma* bewachsen gemeinsam mit den therophytischen Gräsern *Heleochloa alopecuroides* und *H. schoenoides* grosse Flächen in oft dichten Beständen. Die Massenvorkommen dieser Arten bilden an den Flüssen und Alkalibodenstandorten sehr charakteristische Saumgesellschaften. Eine Wiederüberflutung vertragen *Dichostylis* und *Fimbristylis dichotoma* nicht, sie unterscheiden sich dadurch sehr wesentlich von den Kennarten des *Elatini-Eleocharition*. Die südeuropäischen Zwergbinsen-Bestände wurden ursprünglich von uns in der Verbandsgruppe *Dichostylion micheliani* Pietsch 1961 mit den beiden Verbänden *Fimbristylion dichotomae* Horvatić 1954 und *Cyperion glomerati* Pietsch 1961 zusammengefasst (Pietsch 1961) und später als *Heleochloo-Cyperion micheliani* bezeichnet (Pietsch u. Müller-Stoll 1968). Da jedoch *Dichostylis michelianus* überwiegend in den südosteuropäischen Ausbildungen auftritt, in den Beständen SW-Europas herrschen dagegen nur noch *Fimbristylis dichotoma* und *Cyperus fuscus* vor, halten wir die allgemeinere Bezeichnung *Heleochloo-Cyperion* für am zweckmässigsten. Folgende Kennarten und Gesellschaften lassen sich in Ungarn beobachten:

VC-*Heleochloo-Cyperion* (Br.-Bl. 1952) Pietsch 1961 (Alkalischlammboden-Zwergbinsen-Gesellschaften):

Heleochloa schoenoides (L.) Host
Heleochloa alopecuroides (Pill. et Mitterp.) Host
Dichostylis michelianus (L.) Nees
Cyperus glomeratus L.
Lythrum tribracteatum Salzm. (DV)

1. *Dichostylidi-Heleochloëtum alopecuroidis* (Timár 1950)

a) typische Subass.
Dichostylis michelianus (L.) Nees
Heleochloa alopecuroides (Pill. et Mitterp.) Host

b) Subass. v. *Crypsis aculeata* (Becker 1941)
Crypsis aculeata (L.) Ait (D-Subass.)
(Syn.: *Crypsio-Dichostylidetum micheliani* (Becker 1941) Pietsch 1961

2. *Cyperetum fusci-pannonici* (Slavnić 1940) Pietsch 1965
C-Ass.: *Cyperus fuscus* L.
Acorellus pannonicus (Jacqu.) Palla (D-Ass.)

Diese Gesellschaften sind keineswegs identisch mit dem *Crypsidetum aculeatae* (Bojko 32) Topa 39 (incl. *Heleochloetum alopecuroidis* (Rapcs. 27) und *Heleochloetum schoenoidis* (Soó 33) (Topa 33) und dem *Acorelletum pannonici* Soó (1939) 1947 innerhalb des *Cypero-Spergularion* Slavnić 1948 der südosteuropäischen Alkaliboden-Standorte. Der Anteil von *Crypsis aculeata* und *Acorellus* ist im *Heleochloo-Cyperion* wesentlich geringer als in den Gesellschaften des *Cypero-Spergularion*. Letzteren fehlen überhaupt jegliche *Cyperetalia fusci*-Elemente.

Gegenwärtig lassen sich in Ungarn nur zwei Gesellschaften unterscheiden, die hier anhand nicht publiziertem Materials (PIETSCH 1961) erstmalig aufgeführt werden. Jedoch beschreibt TIMÁR (1950, Tab. 13) Vegetationsverhältnisse innerhalb der *Bidentetea*, die als Durchdringungen *Cyperus*-reicher *Heleochloa*-Bestände mit verschiedenen Unkrautarten anzusehen sind und das Arteninventar des *Heleochloo-Cyperion* enthalten. In Anlehnung an das aus dem Baskenland beschriebene *Fimbristylidi-Heleochloëtum* (Braun-Blanquet 1967) werden die *Dichostylis*-reichen Ausbildungen Ungarns bzw. SE-Europas als *Dichostylidi-Heleochloetum* (Timár 1950) bezeichnet. Neben einer typischen Subass., in deren typischer Variante die beiden *Heleochloa*-Arten und *Cyperus fuscus* mit *Dichostylis* Massenvorkommen bilden, wird eine Subass. von *Crypsis aculeata* extremer Standorte unterschieden. Sie entspricht der erstmalig von den Ufern des Dnjepr beschriebenen *Crypsis aculeata—Cyperus michelianus*-Ges. Becker 1941 (Pietisch 1961). Das *Dichostylidi-Heleochloëtum* tritt ausser an Flussufern auch auf alten salzigen Bodenkomplexen entblösster Teichböden auf. Als D-Ass. und DV sind häufig *Chenopodium rubrum*, *Ch. crassifolium* verschiedentlich auch *Atriplex hastata* vorhanden, die als übergreifende VC des *Cypero-Spergularion* anzusehen sind (HEJNÝ 1960; Soó 1957, 1964).

Von den stärker versalzten Stellen der Alkaliböden N-Jugoslawiens beschreibt SLAVNIĆ (1940) erstmalig eine therophytische Gesellschaft, die durch das reichliche Auftreten von *Cyperus fuscus* und *Acorellus pannonicus* neben *Heleochloa alopecuroides* gekennzeichnet ist. In der Umgebung von Szeged wurden von uns ähnliche Vegetationsverhältnisse beobachtet; hier siedelten *Dichostylis michelianus*, *Cyperus glomeratus*, *Juncus bufonius*, *Potentilla supina*, *Heleochloa schoenoides* und *Lythrum tribracteatum* als weitere *Isoëto-Nanojuncetea*-Arten. Um Verwechslungen mit dem *Acorelletum pannonici* sensu Soó (1957) auszuschliessen, übernehmen wir die ursprüngliche Bezeichnung *Cyperetum fusci-pannonici* (Slavnić 1940) und ordnen diese Gesellschaft in das *Heleochloo-Cyperion* ein, wobei es zu überlegen bliebe, sie überhaupt als weitere Subass. des *Dichostylidi-Heleochloëtum* am Rande extremer Natronschlammböden aufzufassen. Zunächst unterscheiden wir jedoch neben einer typischen Variante (PIETSCH 1961, Tab. 16 Aufn. 1—5), in der die VC- und OC-Arten gemeinsam mit *Acorellus pannonicus* charak-

teristische Vegetationsverhältnisse gestalten, noch eine Var. von *Polygonum lapathifolium* feuchter Stellen (Aufn. 6—10) und eine Var. von *Echinochloa crus-galli* angrenzender nitrophiler Ruderalstandorte (Aufn. 11—15). Durchdringungsstadien dieser Gesellschaft mit Ausbildungen des *Verbenion supinae* finden sich auch bei TIMÁR (1954, Tab. 5).

Gesellschaften des Radiolion linoidis
(Tab. 1, Spalte 9 u. 10)

Es handelt sich um Gesellschaften, die Standorte besiedeln, die nur für kurze Zeit mit Stauwasser bedeckt sind; sie umfassen die Zwergbinsen-Vegetation ausserhalb natürlicher und künstlicher Wasserbecken. In ihrer Entwicklung sind sie ausschliesslich auf die atmosphärischen Niederschläge angewiesen und entfalten sich gegenüber den Siedlungen des *Elatini-Eleocharition* vorwiegend in besonders feuchten, niederschlagsreichen Jahren und weniger in solchen, in denen es durch extreme sommerliche Trockenheit zu einem Rückgang des Wasserspiegels in Flüssen und stehenden Gewässern und somit zur Entfaltung der Teichboden-Gesellschaften im eigentlichen Sinne kommt. Die Arten des *Radiolion*, in dem *Cyperus*-, *Juncus*- und *Eleocharis*-Arten bei der Vegetationsgestaltung zugunsten anderer therophytischer Arten oft stark zurücktreten, entwickeln sich häufig im Schatten hochwüchsiger Vegetationseinheiten, eine Erscheinung, die als Schutz vor Austrocknung anzusehen ist. Deshalb ziehen sich diese Gesellschaften im kontinentalen Mitteleuropa oft auf Waldwege zurück und fehlen meistens den extremen Bereichen des pannonischen Raumes. In Ungarn lassen sich folgende Kennarten des Verbandes beobachten:

VC-*Radiolion linoidis* Pietsch 1965:
Radiola linoides Roth.
Juncus capitatus Weig. (lok. KC)
Hypericum humifusum L.
Centunculus minimus L.
Isolepis setacea (L.) R. Br.

DV:
Anthoceros laevis L.
Anthoceros punctatus L.
Pleuridium alternifolium (Dicks.) Rabenh.

Die genannten Arten bilden zusammen mit *Juncus bufonius* (incl. *J. nasthantus*), *Cyperus fuscus*, *Juncus tenageia*, *Peplis*, *Gnaphalium uliginosum* und *G. luteo-album* eine sehr charakteristische Vegetation, die nur in den westlichen Gebieten Ungarns anzutreffen ist; bisher wurde sie noch nicht durch publizierte Aufnahmen belegt. Nach Soó (1964, 1966, 1968) treten diese Arten im Praeillyricum, insbesondere im Somogyicum, und im westlichen Donautal des Praenoricum, vor allem im Laitaicum und im Castriferreicum, besonders im Őrség, auf. Hier handelt es sich offenbar um die östlichsten Ausläufer der noch im Waldviertel in Österreich und in der Slowakei, in der

Umgebung von Bratislawa, vorhandenen typischen Vorkommen. Folgende Gesellschaften lassen sich im westlichen Ungarn nach eigenen Beobachtungen unterscheiden:

1. *Centunculo-Radioletum linoidis* Krippel 1959
   C-Ass.: *Radiola linoides Roth.*
   Centunculus minimus L.

2. *Stellario-Isolepidetum setaceae* (Koch 1926) Moor 1936
   C-Ass.: *Isolepis setacea* (L.) R. Br.
   Stellaria alsine Grimm (D-Ass.)

Cyperus flavescens- und Centaurium pulchellum-reiche Ausbildungen
(Tab. 1, Spalte 11)

Die von Kultur- und Halbkultursandböden des Kiskunság beschriebene Zwergbinsen-Vegetation, durch häufiges Auftreten von *Cyperus fuscus*, *Juncus bufonius*, *Gnaphalium luteo-album* und *Lythrum hyssopifolium* gekennzeichnet, unterscheidet sich wesentlich von allen anderen *Cyperetalia fusci*-Beständen Ungarns durch eine Gruppe therophytischer Arten. *Centaurium pulchellum*, *Cyperus flavescens*, *Blackstonia acuminata*, *Carex serotina* und *Juncus articulatus*, die häufig dominant auftreten, charakterisieren eine Vegetation, die zu Ausbildungen des eigentlichen *Cyperion flavescentis* sensu Braun-Blanquet (1967) bzw. unseres *Carici (pulchellae)-Cyperion* (Pietsch 1965) überleiten oder vielmehr das eigentliche *Cyperetum flavescentis* Koch 1926 in S-Ungarn vertreten. Von Bodrogközy (1958) wurden diese Bestände ursprünglich als *Cypero-Juncetum bufoni* ausserhalb der Flussufer beschrieben, denen die Arten *Centaurium pulchellum*, *Cyperus flavescens* und *Blackstonia acuminata* bis auf wenige Ausnahmen fehlen (siehe Timár 1950 b). Wir schlagen deshalb vor, sie als eigene Gesellschaft *Lythro-Gnaphalietum luteo-albi* (Bodrogközy 1958) aufzufassen, wie es bereits durch Soó (1964, 1971) in der ungarischen Vegetations-Systematik anerkannt wurde, ordnen sie jedoch in die *Cyperetalia fusci*-Vegetation ein.

Für die *Cyperus flavescens*-reichen Gesellschaften ist ein ausgesprochen nitrophiler Charakter ihrer Standorte bezeichnend, der auch für die Bestände im Kiskunság durch Bodrogközy nachgewiesen werden konnte.

Inwieweit nun generell die im *Cypero-Juncetum bufonii* vereinte mannigfaltige Vegetation der Flussufer im pannonischen Gebiet Siedlungen auf ursprünglichen Primärstandorten eines *Cyperetum flavescentis* Koch 1926 darstellen, wie es durch Hejný (1960) angenommen wird, kann hier nicht entschieden werden. Das äusserst geringe Vorkommen bzw. das völlige Fehlen charakteristischer Arten, wie *Cyperus flavescens*, *Centaurium pulchellum*, *Blackstonia acuminata* etc., an den ungarischen Flussuferstandorten spricht

eigentlich gegen diese Auffassung und veranlasste uns, das *Cypero-Juncetum* der Flussufer in das *Elatini-Eleocharition ovatae* einzureihen und es mit dem *Cypero (fusci)-Limoselletum* in Beziehung zu bringen. Den pannonischen Ausbildungen fehlen jedoch wiederum auch hier die Kennarten des *Elatini-Eleocharition;* sie werden nur durch Kennarten der Ordnung und der Klasse charakterisiert, wie es die Übersichtstabelle deutlich zum Ausdruck bringt.

Gesellschaftsdurchdringungen

Für die *Cyperetalia fusci*-Gesellschaften SE-Europas und somit auch Ungarns sind Durchdringungen mit Elementen anderer therophytischer Vegetationseinheiten, die an mitteleuropäischen Standorten nicht zu beobachten sind, bezeichnend. Es sind Durchdringungen mit einer nitrophilen Unkrautvegetation, die erstmalig aus dem Banat und der Vojvodina N-Jugoslawiens als *Verbenion supinae* (SLAVNIĆ 1951) beschrieben wurden. Diese Vegetation gehört nach SLAVNIĆ (briefl. Mitt. 1963) nicht zu den *Isoëto-Nanojuncetea;* sie ist vielmehr weit von den eigentlichen Überschwemmungszonen der Flüsse entfernt und folgt in ihrer natürlichen Entwicklung auf die Bestände der *Bidentetea.* Während den jugoslawischen *Verbenion*-Gesellschaften die *Cyperetalia fusci*-Elemente fehlen, sind sie dagegen in den Beschreibungen einiger ungarischer Autoren vorhanden (TIMÁR 1950b, 1954; TIMÁR u. BODROGKÖZY 1959; UBRIZSY 1961). Sie beschreiben unter derselben Verbandsbezeichnung eine Vegetation, in der *Gnaphalium uliginosum*, *Gypsophila muralis*, *Juncus bufonius*, *Peplis*, *Mentha pulegium* und *Lythrum hyssopifolium* auftreten. Aufgrund diesen Tatsache werden das *Heliotropio-Verbenetum supinae* Slavnić 1951 und die *Pulicaria vulgaris-Mentha pulegium*-Ass. in die Vegetation der *Isoëto-Nanojuncetea* Ungarns eingeordnet (Soó 1957, 1964, 1968, 1971). Aller Wahrscheinlichkeit nach sind es jedoch Fragmente des *Cypero-Juncetum bufoni* und des *Dichostylidi-Gnaphalietum uliginosi*, die an besonders feuchten Stellen als Ordnungs- bzw. Klassenfragment innerhalb der Unkrautbestände des *Verbenion* entwickelt sind. Da sowohl die *Cyperus*-Arten wie auch die Kennarten des *Elatini-Eleocharition ovatae* und auch die Elemente des *Heleochloo-Cyperion* der Mehrzahl aller publizierten *Verbenion*-Aufnahmen fehlen, erscheint uns eine Einordnung in die *Cyperetalia fusci* fraglich (siehe Übersichtstabelle, Spalte 12 u. 13). Es bleibt weiteren Untersuchungen überlassen, welche Beziehungen zwischen den *Mentha pulegium*-reichen *Verbenion*-Beständen und den aus Spanien von karbonathaltigen Böden beschriebenen Vegetationsverhältnissen bestehen (RIVAS-GODAY 1953), in denen *Lythrum hyssopifolium*, *Heliotropium supinum*, *Mentha pulegium*, *Centaurium pulchellum*, *C. spicatum*, *Trifolium fragiferum* und *Glinus lotoides* eine charakteristische Artengruppe bilden.

Zusammenfassung

Am Beispiel von 341 soziologischen Aufnahmen wird eine Einschätzung der soziologischen Verhältnisse der Zwergbinsen-Vegetation der Klasse *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943 Ungarns vorgenommen. Sämtliche Ausbildungen gehören zur Ordnung *Cyperetalia fusci*, die durch 3 Verbände vertreten ist. Das mitteleuropäisch-eurasisch verbreitete *Elatini-Eleocharition ovatae* umfasst die Mehrzahl der ungarischen Zwergbinsen-Gesellschaften, diejenigen der Teich-, Fluss- und Reisfeld-Schlammböden. Im Südosten Ungarns wird an analogen Standorten dieser Verband durch das *Heleochloo-Cyperion* ersetzt, das im gesamten S- und SE-Europa verbreitet ist. Nur im westlichen Ungarn treten Gesellschaften des ***Radiolion linoidis*** auf, das die Zwergbinsen-Gesellschaften ausserhalb der Teich-, Fluss- und Reisfeld-Standorte umfasst.

LITERATUR

1. ALLORGE, P. (1921, 1922): Les associations végétales du Vexin français. Rev. gen. Bot. de la France **33** u. **34**.
2. BODROGKÖZY, GY. (1958): Beiträge zur Kenntnis der synökologischen Verhältnisse der Schlammvegetation auf Kultur- und Halbkultur-Sandbodengebieten. Acta Biol. Szeged, **4**, 121—142.
3. BRAUN-BLANQUET, J. (1935): Un joyau floristique «l'Isoetion». Comm. SIGMA **36**, Montpellier.
4. BRAUN-BLANQUET, J. (1967): Vegetationsskizzen aus dem Baskenland mit Ausblicken auf das weitere Ibero-Atlantikum. Vegetatio **14**, 1—126.
5. HEJNÝ, S. (1960): Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebenen (Donau- und Theissgebiet). Bratislava 1960.
6. HOLUB, J.—HEJNÝ, S.—MORAVEC, J. et NEUHÄUSL, R. (1967): Übersicht der höheren Vegetationseinheiten der Tschechoslowakei. Ceskoslov. Akad. Ved: rademathmatickych a prirodn. ved. **77**, 3—75.
7. HORVÁT, O. (1965): A Mecsek hegység Növényföldrajza I. Janus Pannonius Múzeum Évkönyve az 1965. évre. p. 29—47.
8. HORVATIĆ, S. (1954): Fimbristylion dichotomae — ein neuer Verband der Isoetëtalia Vegetatio **5/6**, 448—453.
9. HORVATIĆ, S. (1963): Vegetacijska karta otoka Paga s opcim pregledom vegetacijskih jedinica hrvatskog primorja. (Carte des groupements végétaux de l'île nord-adriatique de Pag avec un aperçu général des unités végétales du littoral croate). Acta Biol. **4**, Prirodslovna istrazivanjy **33**, 1—187, Zagreb.
10. KLIKA, J. (1935): Die Pflanzengesellschaften des entblössten Teichbodens in Mitteleuropa. Beih. bot. Centralbl. **53**, 286—310.
11. KOCH, W. (1926): Die Vegetationseinheiten der Linthebene. Jb. St. Gallener naturw. Ges. **61**, 1925; 1—146.
12. PIETSCH, W. (1961): Beiträge zur Struktur, Ökologie und Systematik der europäischen Zwergbinsen-Gesellschaften. Dissert. Potsdam, Manuskr.
13. PIETSCH, W. (1965): Beiträge zur Gliederung der europäischen Zwergbinsen-Gesellschaften. Vegetatio **13**, 1—37.
14. PIETSCH, W. u. MÜLLER-STOLL, W. R. (1968): Die Zwergbinsen-Gesellschaft der nackten Teichböden im östlichen Mitteleuropa, Eleocharito-Caricetum bohemicae. Mitt.Flor.-. soziol. Arbeitsgem. N. F. **13**, 14—47, Todenmann/Rinteln.
15. RIVAS-GODAY, S. (1953): Communidades de la Nanocyperion flavescentis W. Koch en Estremadura. Ann. del. Inst. Bot. A. J. Gavanilles **12**, 443—467. Madrid.
16. RIVAS-GODAY, S. et RIVAS-MARTINEZ, S. (1963): Estudio y classification de los pastizales espanoles. Publ. Minist. Agris. Madrid.
17. SIMON, T. (1950): Montan elemek az Északi-Alföld flórájában és növénytakarójában. I. Ann. Biol. Univ. Debr. I, 146—174.

18. SIMON, T. (1957): Die Wälder des nördlichen Alföld. Die Vegetation ungarischer Landschaften, Bd. I. Budapest.
19. SLAVNIĆ, Z. (1940): Prilog halofitskoj flori i vegetaciji Jugoistocne Srbije. Bull. Soc. Skoplje, sect. sc. nat. **22**, 65—76.
20. SLAVNIĆ, Z. (1951): Prodrome des groupements végétaux nitrophiles de la Voïvodine (Yougoslavie). Arch. sc. Matica srpska, I, 84—169, Novi Sad.
21. SOÓ, R. (1927): Geobotanische Monographie von Kolozsvár (Klausenburg), I. Tisza Társ. Honiam. Biz. Kiadv. **4**, 1—152.
22. SOÓ, R. (1947): Revue systématique des associations végétales des environs de Kolozsvár. Acta Geobot. Hung. **6**, 3—50.
23. SOÓ, R. (1957): Sytematische Übersicht der pannonischen Pflanzengesellschaften. Acta Bot. Akad. Sci. Hung. **3**, 316—373.
24. SOÓ, R. (1961): Grundzüge zu einer neuen floristisch-zönologischen Pflanzengeographie Ungarns. Acta Bot. Sci. Hung. **7**, 147—174.
25. SOÓ, R. (1964/66/68): A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. Akad. Kiadó Budapest, I (1964), II (1966), III (1968).
26. SOÓ, R. (1966b): Das heutige Bild der Vegetation Ungarns. Ann. Bot. Fenn. **3**, 349—357. Helsinki.
27. SOÓ, R. (1971): Aufzählung der Assoziationen der ungarischen Vegetation nach den neueren zönosystematisch-nomenklatorischen Ergebnissen. Acta Bot. Sci. Hung. **17**, 127—179.
28. TIMÁR, L. (1943): A tutajok növényzete a Tisza szegedi szakaszán. Acta Bot. Szeged. **2**, 43—53.
29. TIMÁR, L. (1947): Les associations végétales du lit de la Tisza de Szolnok à Szeged. Acta Geobot. Hung. **6**, 70—82.
30. TIMÁR, L. (1948): Egy szolnoki zátonysziget benépesedése. (La colonisation d'un îlot de sable près de Szolnok). Alföldi Tudományos Intézet Évkönyve **2**, Szeged.
31. TIMÁR, L. (1950a): A Tisza-meder növényzete Szolnok és Szeged között. Ann. Biol. Univ. Debr. **1**, 72—145.
32. TIMÁR, L. (1950b): A Maros-meder növényzete. Ann. Biol. Univ. Szeged **1**, 117—136.
33. TIMÁR, L. (1954): Egyéves növénytársulások a Szeged környéki szikesek iszapján. Ann. Biol. Univ. Hung. **2**, 311—321, Budapest.
34. TIMÁR, L. (1957): Die botanische Erforschung des Sees Fehértó bei Szeged. Acta Bot. Sc. Hung. **3**, 375—389.
35. TIMÁR, L.—BODROGKÖZY, GY. (1969): Die pflanzengeographische Karte von Tiszazug. Acta Bot. Sc. Hung. **5**, 1—2, 203—232.
36. TIMÁR, L.—UBRIZSY, G. (1957): Die Ackerunkräuter Ungarns mit besonderer Rücksicht auf die chemische Unkrautbekämpfung. Acta Agronom. Hung. **102**, 123—155.
37. UBRIZSY, G. (1948): A rizs hazai gyomnövényzete. (La végétation des mauvaises herbes dans les cultures de riz en Hongrie). Acta Agrobot. Hung. **1**, 3—4, 1—43.
38. UBRIZSY, G. (1961): Unkrautvegetation der Reiskulturen in Ungarn. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **7**, 175—220.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 289—296 (1973)

RELIKT-FRAGEN IN DER FLORA RUMÄNIENS

Von

E. Pop

CENTRUL DE CERCETARI BIOLOGICE, CLUJ

(Eingegangen: am 1. Januar 1973)

The continuity in situ of the relics is controlled through palynological evidence.

The continuity of the tertiary relics *Nymphaea lotus* var. *thermalis*, is confirmed by the pollen found in preboreal layers.

The pollen of *Carpinus orientalis* appears beginning with the boreal (Banat) proving thus that together with the other similar thermophile trees it is not a tertiary relic.

The continuity of the glacial relics in eutrophic peat bogs is polynologically confirmed, particularly in the depressions of Gheorgheni and Ciuc.

Ombrogenous bogs are postglacial formations, but their flora contains also genuine glacial relics, which vegetated in the humid and acid glacial formations resembling those of the present Arctis.

Die Doktrin der Relikte war, wie bekannt, in der Literatur viel besprochen und ist heute in einem Begriffs- und Definitionskomplex* auskristallisiert. Aus diesem Komplex werden wir jenen herausgreifen, den wir, was die eigenartigen Fälle der Flora Rumäniens näher betrifft, zu besprechen oder besser gesagt, wieder zu besprechen gerechtfertigt finden.

Die Relikt-Doktrin legt die chorologischen, taxonomischen Kennzeichen sowie die klimatischen, paläoklimatischen und zönologischen Korrelationen des Reliktenwerts fest. Diese Kennzeichen und Korrelationen wurden von Fall zu Fall gut studiert und begründet. Am wenigsten erforscht blieb bisher eben die Hauptbedingung aus der Definition eines Relikts: die ungestörte Kontinuität auf dem Platz der in Frage gestellten Art, aus der Zeitperiode, in die sich das Relikt bis heute einreiht. Dieser Mangel kann sogar bezüglich des Reliktenwerts jener Arten Zweifel einflössen, die die überzeugendsten chorologischen und taxonomischen Begründungen bieten. Wir müssen anerkennen, dass das Fehlen der Hauptbegründung, jener der Kontinuität, im allgemeinen, insbesondere aber im Falle der Präglazialrelikte, durch das Fehlen von Fossilien gerechtfertigt ist. In den letzten Jahrzehnten behauptet sich immer mehr und präzis eine neue Begründungsquelle in der Festlegung der Fortdauer der Relikte: die Palynologie, die konkrete Beweise, entweder direkte mit einem unbestreitbarem Wert oder indirekte liefert, die aber die höchste Wahrscheinlichkeit ausdrücken. Der Zweck der vorliegenden Arbeit

* Siehe vor allem Schröter—Firbas, 1934.

ist eben eine Überprüfung des Kontinuitätsproblems der am häufigsten angeführten Tertiär- und Glazialrelikte aus der Flora Rumäniens im Lichte der in jüngster Zeit in kurzer Folge nacheinander erschienenen Beweise.

Tertiärrelikte

Das Problem der thermophilen Laubhölzer aus dem Banat und aus Oltenien (*Acer monspessulanum*, *Corylus colurna*, *Carpinus orientalis* usw.), die hauptsächlich durch PAX 1898, 1908, 1919, und später durch hervorragende rumänische Botaniker BORZA 1931; SĂVULESCU 1940, als echte Tertiärrelikte dargestellt wurden, habe ich schon an anderer Stelle analysiert (POP 1945). Ihre Behauptungen konnten in der Zeit, als die Annahme einer einzigen und milden Eiszeit in den Südkarpaten vorherrschte, die die Vegetationsstufen in einem eingeschränkten Mass herabsetzte, ohne aber ihren Aufbau im wesentlichen geändert zu haben, den Charakter der Wahrhaftigkeit annehmen. Ihre Definition als Tertiärrelikte hatte aber auch andere schwache Seiten: die zitierten Arten zeigen keine taxonomische Unterschiede und in den häufigsten Fällen auch keine nennenswerte Disjunktionen gegenüber ihren Verwandten vom Balkan. Wie wir wissen, haben die europäischen und die in den Südkarpaten durchgeführten Pollenanalysen tiefgehende Veränderungen der Tertiärvegetation im Laufe der aufeinanderfolgenden Glazial- und Interglazialzeiten bewiesen, wobei sich die letzte Eiszeit geradezu als verheerend behauptete. Die Analysen bezeugen in den Karpatenregionen gleichfalls eine Glazialvegetation von subarktischem Typus, die in die untere Stufe, bis in die Pannonische Ebene hinabstieg. In einer derartigen Umwelt konnten die thermophilen Bäume aus dem Banat und aus Oltenien, die sich auch unter dem gegenwärtigen Klima im Rückzug befinden, keinesfalls vegetieren! Ich habe die Meinung zum Ausdruck gebracht, dass sie aus ihren Balkan-Refugien nach dem Einsatz der warmen Postglazial-Periode wieder zurückgekehrt sind POP 1945. Erst seither können wir von ihrer Kontinuität in der erwähnten Region sprechen. Diese Deutung wurde in den letzten Jahren selbst für *Carpinus orientalis* auch palynologisch bestätigt, dessen inselartiges Auftreten im Vértes-Gebirge die Vermutung aufkommen liess, dass er dort ein präglaziales Alter aufweist. In einigen Höhlen, nahe den gegenwärtigen Fundorten des *Carpinus orientalis*, wurden einige pollenhaltige Ablagerungen aufgefunden, die mit der präborealen Periode der Kiefer begannen. In keiner dieser Ablagerungen fand man aber präborealen Pollen von *Carpinus orientalis*. Dieser tritt erst im Boreal oder Boreal-Atlantikum in einem Komplex des *Quercetum mixtum* mit Hasel, also nach einer kategorischen Erwärmung des Klimas im Postglazial auf. Die betreffenden Arten und andere dieses Typus können somit als Relikte der warmen Periode zu Beginn des Holozäns angesehen werden.*

* BOȘCAIU, LUPSA 1967; POP, BOȘCAIU, LUPȘA, PAĂNESCU 1970.

Nehmen wir aber das Gespräch über die drei einstimmig als Tertiärrelikte akzeptierten Pflanzen aus der Flora Rumäniens von neuem auf.

Nymphaea lotus var. *thermalis* von den »1. Mai«-Bädern in Oradea nimmt in der europäischen Literatur als echtes und sehr ausdrucksvolles Tertiärrelikt bekanntlich eine Spitzenposition ein. Die beträchtliche Arealdisjunktion und taxonomische Unterscheidung gegenüber seinen nächsten Verwandten (ssp. *aegyptiaca*), an die sich noch seine extreme Isolierung anschliesst, sind bezeichnende Hinweise. Das Thermalwasser spricht für die Sicherung der Autökologie in jedem Klima. Die Entwicklung der kommensalen Schnecke *Melanopsis parreysii* aus dem Tertiär bis heute und die Feststellung der Existenz des Sees mit Melanopsiden auch im Pleistozän ist ein gültiges Zeugnis für die Kontinuität der Pflanze. Die Begründung wurde auch palynologisch nachgewiesen. Indem DIACONEASA und POPA (1964) die frei liegenden Torfschichten durch eine Bohrung neben dem heutigen See studierten, haben sie »*Lotus*«-Pollen gerade im Präboreal-Horizont, gleichaltrig mit der Kiefer-Periode vorgefunden. Demzufolge haben wir es mit einem wahrhaft tertiären Sippen- und gleichzeitigen Standortsrelikt z utun. Im Falle des *Lotus* von den »1. Mai«-Bädern kann die Begründung als einwandfrei betrachtet werden.

Syringa josikaea. Ihre eindrucksvolle Disjunktion (Afghanistan, Himalaja) nebst der proximalen, aber systematisch unterschiedlichen *Syringa emodi*, ihre endemische Isolierung und der Refugienaspekt der Fundorte, an denen sie vegetiert, haben sie ebenfalls unter die anerkanntesten Tertiärrelikte aus den Karpatenregionen gereiht. Ihre ungestörte Kontinuität in den West- und Nordkarpaten vom Tertiär bis heute bleibt aber trotzdem im Bereich der Wahrscheinlichkeit. Sie konnte weder paläobotanisch noch palynologisch bestätigt werden, so dass also der Weg eventueller Zweifel offen bleibt. Ein pedantischer Botaniker, gestützt z. B. auf die Tatsache, dass *Syringa josikaea* heute im Komplex der Laubhölzer der unteren montanen Stufe vegetiert (400—700 m), könnte die Frage aufwerfen, ob sie im Gebiet der letzten Eiszeit widerstehen konnte, wo doch selbst die heutigen Laubhölzer, gering an der Artenzahl, höchstens als vereinzelte Individuen oder als verkommene Populationen in den geschütztesten Zufluchtsstätten überleben konnten. Die Palynologie konnte diese Frage bisher nicht beantworten, sie könnte aber in der Zukunft ein zustimmendes oder dagegensprechendes plausibles Zeugnis ablegen.

Hepatica transsilvanica. Nimmt eine ähnliche Stellung wie *Syringa josikaea* ein. Die ungewöhnlich weite Disjunktion und taxonomische Diskordanz in bezug auf ihre proximalen Verwandten *Hepatica henryi* aus China, sind sehr suggestive Anhaltspunkte für den Wert eines Tertiärrelikts E. POP 1937. Der endemische Aspekt ist um so bekräftigender. Bezüglich des Problems der Kontinuität gelten auch hier die bei *Syringa josikaea* geäusserten Anmerkungen, mit der Korrektur, dass ihr Überleben als ausdauernde Krautpflanze

unter der Härte der Vergletscherung als noch wirklichkeitsgetreuer betrachtet werden kann.

Diese Beispiele habe ich angeführt, um die bisherigen Schwierigkeiten aufzuzeigen, die bestehen, wenn man mit direkten und konkreten Belegen die Kontinuität der Tertiärrelikte begründen will. In dieser Hinsicht hoffen wir auf eine Erleichterung durch die Weltkampagne der Erforschung der Pollenmorphologie aller bekannten Arten. Die glaziale Entdeckung des Pollens, hervorgegangen aus einem Tertiärrelikt, ist eine unbestreitbare Unterlage für die gegebene Art, aber auch ein wichtiges Argument für die Arten mit analoger Ökologie, mit analogem Areal und Verhalten, für die kein paläopalynologischer Beweis erbracht wurde oder erbracht werden kann.

Glazialrelikte

Der Glazialrelikt-Begriff umfasst zwei Bedingungen: 1. dass der gegenwärtige Fundort erst zur Zeit der Eiszeit von der betreffenden Art besetzt wurde und 2. dass der Fundort seit der Eiszeit bis heute ununterbrochen besetzt war, indem man selbstverständlich über die kurzwegigen Verschiebungen dank der Verbreitung der Art, der fortwährenden biotischen und physischen Einflüsse hinwegschreitet.*

Die Gedankenfloge des Phytogeographen ist sehr erleichtert durch die Tatsache, dass die Glazialrelikte gegenwärtige Arten mit einer arktisch-borealen und alpinen Verbreitung und mit einer bekannten Autökologie und zönologischen Beziehungen darstellen. Trotzdem sind auch in ihrem Falle ihre Hauptwerte, ihre Platzansiedlung in der Eiszeit und ihre seitherige Kontinuität bis in unsere Tage diskutierbare Probleme geblieben.

Nach der geläufigen Auffassung versteht man unter Glazialrelikten jene Arten, die die letzte Würm—Eiszeit überlebt haben; diese Auffassung wird auch in den vorliegenden Betrachtungen angenommen, obschon vom theoretischen Standpukt aus die Möglichkeit, dass einige Arten schon die Riss-Zeit überdauern und den wärmeren Perioden aus dem Eemien und den präwürmischen Schwankungen widerstehen konnten, ganz und gar nicht ausgeschlossen ist. Wir verbleiben aber beim Würm als Ausgangspunkt.

Wie bekannt, bestehen die Glazialrelikte aus Arten, die in Torfmooren und in komplizierten Standorten der Felsen Zuflucht nahmen. Wir werden uns mit jenen aus den Torfmooren beschäftigen, bei welchen die stratigraphisch-

* In dieser Ideenfolge vertreten einige Autoren einen indulgenteren Standpunkt, indem sie z. B. annehmen: »Die örtliche Kontinuität einer Pflanze an einem bestimmten Fundort ist für ihre Reliktnatur nicht unbedingt erforderlich. Es muss nur die zeitliche Kontinuität in einem vom Hauptareal ganz abgetrennten Gebiet gewahrt bleiben« (Walter, 1927, S. 56—57).

palynologischen Begründungen handgreiflicher und auch die beiden erwähnten Hauptwerte leichter kontrollierbar sind. Das Dokumentierungssystem ergibt verschiedene Varianten, je nachdem wir uns der Flora der Flach- oder der Hochmoore zuwenden.

Das Problem der Glazialrelikte aus Flachmooren

Die verhältnismässig zahlreichen arktischen und borealen Arten aus unseren Flachmooren gelten als typische Glazialrelikte aufgrund ihrer inselartigen Lokalisierung in kalten Lagen. Hinsichtlich dieser Relikte in Rumänien unterstreichen wir zwei sehr aufschlussreiche Merkmale. Mehrere unter den Relikten erreichen in den eutrophen Mooren Siebenbürgens die nach Süden am weitesten vorgeschobenen Vorposten ihres Weltareas, wie *Meesea hexasticha*, *Paludella squarrosa*, *Dryopteris cristata* (wahrscheinlich), *Betula humilis*, *Salix starkeana*, *Stellaria longifolia*, *Viola epipsila*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Achillea impatiens*, *Spiraea salicifolia*. An der südlichen Grenzlinie ihres Areals stehen *Carex dioica*, *C. loliacea*, *Saxifraga hirculus*, *Polemonium coeruleum*. Sie erreichen auf den Karpatischen Meridianen keine südlicheren Fundorte. Diese und andere gleichfalls mit reliktärem Areal gedeihen vor allem in den ausgedehnten Flachmooren der hochgelegenen intrakarpatischen Becken: Drăgoiasa — Bilbor — Borsec, Giurgeu, Ciuc und teilweise Bîrsa (820—500 m).*

Wie können wir ihr Auftreten im WÜRM und ihre ungestörte Fortdauer bis zur Gegenwart beweisen? Die taxonomische Palynologie konnte diesbezüglich bisher keinen beachtenswerten Beitrag leisten, da eine grosse Zahl von Relikten gegeben ist, bei denen es sich zum Grossteil um entomogame Krautpflanzen handelt. Die bedeutendsten Argumente entnehmen wir aber der Stratigraphie der Flachmoore und der allgemeinen Palynologie. Sie widerspiegeln die Entstehung und Entwicklung des Ökosystems, das auf eigenartige Weise durch eine verschärfte Anpassung eine so grosse Anzahl von Relikten ansammelt. Wenn auch indirekt, haben diese Argumente doch eine wesentliche Überzeugungskraft.

Die Stratigraphie beweist, dass sich die Mehrzahl der Siebenbürgischen eutrophen Ablagerungen und insbesondore jene der zitierten intrakarpatischen Becken, in der Eiszeit, hauptsächlich im Spätglazial, gebildet haben, indem sich viele unter ihnen seither ununterbrochen bis zur Gegenwart entwickelt haben. Die heutigen Glazialrelikte konnten also die Flachmoore weit vor dem Ende der Eiszeit besiedelt haben. Von hier ausgehend, bleibt zu erforschen,

* Wir bemerken, dass einige typische Reliktarten der Flachmoore auch die ziemlich eutrophisierten Umrandungen (»Lagg«) der Hochmoore besiedeln.

ob die in Frage gestellten Arten in die Region erst nach der Bildung der Flachmoore mit Torfablagerungen eingewandert sind, oder ob sie auch vorher schon in hygrophilen Formationen, die vorläufig schwer zu rekonstituieren sind, vegetiert haben.

Bezüglich der zweiten Hauptbedingung, der Kontinuität am Platz trotz der warmen Nacheiszeit-Periode, die ungefähr 5000—5500 Jahre währte, bietet uns die Palynologie sehr aufschlussreiche Daten. Neuere Forschungen (Pop 1971; Rațiu 1971, eine unveröffentliche Arbeit), gestützt auch auf 14 C Datierung, heben erhebliche Unterschiede zwischen den pollenanalytischen Profilen des Torfs der Giurgeu- und Ciuc-Becken, im Vergleich zu den Profilen aus den anderen gleichaltrigen Torflagern hervor. Die dominierende Stellung der Kiefer hat in diesen Becken auch nach dem Ende des Präboreals fortgedauert, und in der warmen Periode erscheint der Vorrang der Fichte so unbedingt, dass sich die Laubhölzer derselben Periode (*Quercetum mixtum*, *Corylus*, *Carpinus*) ganz erbärmlich ausnehmen. Aus diesem Grunde habe ich zu Beginn die Möglichkeit eines »diluvialen« Alters nicht ausgeschlossen, so wie es Primics voraussetzte. Die 14 C Datierung und die wiederholte Pollenanalyse bestätigen aber das spätglazial-nacheiszeitliche Alter der Ablagerungen. Die Schlussfolgerung kann keine andere sein, als dass die zwei grossen intramontanen Senken, die in Rumänien auch heute noch als die kältesten gelten, während der ganzen Wärmeperiode der Nacheiszeit anfänglich von Kieferbeständen, danach von Fichtenbeständen bedeckt waren, uzw. in einem solchen Ausmass, dass sich infolge ihres lokal überwiegenden Pollens und wegen der strengen, durch ihr stetes Nadellaubwerk ausgeübten Filtrierung, der in anderen sogar benachbarten Regionen häufige Laubhölzer-Pollen in ihren Torfablagerungen zu spärlich behaupten konnte. Das Vorherrschen der Fichte erstreckt sich auch auf die letzte Periode (der Rotbuche). Die palynologischen Ergebnisse bescheinigen somit für die beiden Becken ein äusserst kaltes Klima während der ganzen Nacheiszeit. In ihren eutrophen Mooren konnten also die Glazialrelikte fortdauernd vegetieren, ohne durch das langwährende warme Klima gefährdet gewesen zu sein. Sie haben in grösserem Masse als andere torfige Gebilde die Kontinuität der Glazialrelikte gesichert und als Wiederbevölkerungs-Quellen für andere benachbarte Moore mit Reliktarten gedient.

Das Problem der Glazialrelikte aus Hochmooren

Die Hochmoore unserer Karpaten, die hauptsächlich in der mittleren und oberen montanen Stufe verbreitet sind, stellen kalte und saure Formationen mit einer ökologisch und systematisch gut umgrenzten oligotrophen Flora dar. Sie erreichen in den Südkarpaten ihre südliche Grenze als Formationen, und ihre Charakter-Arten weisen um so deutlicher ihr Gepräge als nordisch-

arktische Pflanzen auf. Ihre Ökologie und ihr Areal zeigen sie als echte Glazialrelikte an. Das Problem ihres Vorkommens im Würm und ihre Kontinuität seither bis auf den heutigen Tag, muss aber auf anderen Wegen als im Falle der Flachmoore verfolgt werden, schon aus dem einfachen Grund, weil das Hochmoor selbst nicht eiszeitlichen Ursprungs ist. In der Tat hat man nirgends in Europa und, sofern mir bekannt, auch an keinem anderen Ort der Welt, pleistozänen Hochmoortorf gefunden. Das Hochmoor erscheint als Formation erst nach dem Abklingen der Eiszeit und der Installierung des eigentlichen Holozäns (E. Pop 1964). Alle Moor-Profile aus unserem Land beginnen auch erst in Boreal, wenn auch zahlreiche unter ihnen sich unmittelbar einer präborealen Unterlage überlagert haben, die aber ausschliesslich eutroph ist! Das Vorhandensein der Hochmoor-Arten in der Karpaten-Eiszeit kann trotzdem von dem sehr plausiblen »per analogiam«- Argument abgeleitet werden.

Je mehr wir gegen die Arktis vordringen, um so mehr nimmt die Formationstreue der Hochmoorpflanzen ab und um so mehr steigt ihre ökologische Amplitude. Ich selbst hatte Gelegenheit, den weiten ökologischen Bereich und selbst seine unerwarteten Extreme für *Andromeda polifolia*, *Vaccinium oxycoccos*, *Scheuchzeria palustris*, *Ledum palustre*, *Carex pauciflora*, *C. magellanica*, *Betula nana* usw. in der europäischen Arktis zu überprüfen. Sie vegetieren häufig in sauren oder schwach sauren eutrophen Mooren oder in eutrophen Komplexen ohne Torf, auf saurem Humus, auf sandigem oder lehmigem, machmal sehr flachgründigem Boden (E. Pop 1964). Solche Standorte existierten aber selbstverständlich auch im arktisch-subarktischen Komplex der Karpaten-Eiszeit, wie das die Pollenanalysen und die bisher bestimmten fossilen Überreste beweisen. Einige Ablagerungen von damals haben sich als ausgesprochen sauer erwiesen (E. Pop: B. Diaconasa 1962). Solche Moore oder saure unmoorige Stellen, stellten — wie heute in der Arktis — geeignete Standorte für die heutigen Hochmoorpflanzen dar, die damals über eine weite ökologische Amplitude verfügten. Zu Beginn der Nacheiszeit, als die Standortsbedingungen die Entstehung des Hochmoors begüngstigten, verschmälerten sie ihren breiten ökologischen Bereich und flüchteten in den neuen Moorkomplex, um sich ausschliesslich hier anzupassen (E. Pop, 1964).

Diese Analogie erlaubt es uns, die charakteristischen Arten des Hochmoors als direkte Nachkommen aus der Glazialzeit zu betrachten. Ihre Kontinuität im Laufe des Holozäns wurde durch den kalten und sauren Standort des Hochmoors gesichert. Diesmal finden wir in dessen gut aufbewahrtem Torf hinreichende Makroreste, wie auch beweiskräftige Pollenkörner.

LITERATURVERZEICHNIS

1. Borza, Al. (1931: Die Vegetation und Flora Rumäniens. Guide de la sixième Excursion Phytogéographique Internationale. Roumanie. 1931. I. Partie, 1—55.
2. Boşcaiu, N.—Viorica, Lupşa (1967): Revue Roum. Biol. Série Bot., T. **12**, 137—140.

3. Boşcaiu, N.—Viorica Lupşa (1967): Contribuţii Botanice, Cluj, 1967. 39—46.
4. Diaconeasa, B.—Domnica Popa. (1964): Contribuţii Botanice, Cluj, 1964, S. 135—140.
5. Huynh, K. L. (1970): Pollen et Spores, XII. Nr. 3, 329—364.
6. Pax, F. (1898, 1908): Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. I, II (In: Engler—Drude: Die Vegetation der Erde, II, X).
7. Pax, F. (1919): Pflanzengeographie von Rumänien. Nova Acta, Halle, 1919, 89—262.
8. Pop, E. (1937): Bul. Grăd. Bot. şi al Muz. bot. Univ. Cluj, Bd. **17**, nr. 3—4, 97—159.
9. Pop, E. (1945): Bul. Grăd. Bot. şi al Muz. bot. Univ. Cluj, Bd. **25**, 1—92.
10. Pop, E. (1964): Ber. d. geobot. Inst. E.T.H., Stiftg. Rübel, Zürich. Bd. **35**, 113—118.
11. Pop, E. (1965): Revue Roum. de Biol., Série de Bot., Bd. **10**, Nr. 1—2, 77—95.
12. Pop, E. (1971): Acad. R. S. România. Progrese în palinologia românească, 193—204.
13. Pop, E.—Boşcaiu, N.—Viorica Lupşa—Al. Păunescu (1970): Livre du centenaire Emile G. Racovitza 1868—1968. Bucureşti, 467—472.
14. Pop, E.—Diaconeasa, B. (1962): Acad. R.P.R. Probleme de Biologie 9—78.
15. Raţiu, Flavia (1971): Acad. R.S. România. Progrese în palinologia românească, 231—235.
16. Săvulescu, Tr. (1940): Der biogeographische Raum Rumäniens. Annales de la Fac. d'Agronomie de Bucarest. I, 283—330.
17. Schröter, C.—Firbas, F. (1934): Genetische Pflanzengeographie (Epiontologie). Handwörterbuch der Naturwissenschaften. II. Aufl. IV. Bd., 1002—1044.
18. Soó, R. (1964): A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I. Budapest. Akadémiai Kiadó.
19. Walter, H. (1927): Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 297—303 (1973)

CHARACTERISTICS OF THE PROTEIN METABOLISM OF THE GROWING ZONE OF THE ROOT OF LUPINUS ANGUSTIFOLIUS

By

N. G. Potapov and L. G. Kosulina

DEPARTMENT OF PLANT PHYSIOLOGY, FACULTY OF BIOLOGY AND SOIL SCIENCE, MOSCOW STATE UNIVERSITY, MOSCOW, USSR

(Received: January 1, 1973)

The growth and differentiation of root cells is associated with a decrease in the number of protein components as assayed by gel electrophoresis. As shown by an analysis of the amino acid composition of the proteins, growth and differentiation are characterized by a well-defined change in the protein spectrum. Differentiation was shown to be associated with a increase in acid phosphatase activity and a change in IAA oxidase and peroxidase level. The peroxidase isoenzyme spectrum was also found to be different in different zones of the root.

Introduction

The growth and differentiation of root is associated with changes in the protein metabolism and composition of the root cells (1, 3, 41). In spite of the above general conclusion, some authors were unable to find qualitative changes in the protein composition of the cells of the growing zone of the root (26, 39). The investigation of the problem is difficult because of the growing zone of the root contains different types of cells with different functions.

In the present paper studies on the soluble proteins of several cell types, including the epidermal cells, of the Lupinus root are described.

Methods

Five-day old seedlings of *Lupinus angustifolius* were used for the experiments. The separation of various zones of the root, the removal of the epidermis and the extraction of proteins have been described earlier (21). The protein content was determined according to Lowry (22). The peroxidase activity was assayed according to Boiarkin (2), the phosphatase activity according to Gomori (17). Inorganic phosphorus was determined according to Lowry as modified by Honda (18). The procedure of Gamburg (8) was used for the determination of indoleacetic acid (IAA) oxidase activity. Disc electrophoresis of proteins was carried out by the method of Davis (11) with slight modifications (34). Peroxidase activity was determined according to Veidenberg and Safonova (6). IAA-oxidase activity on the gels was detected as described by Sahulka (33). The amino acid composition of the proteins was assayed in an automatic amino acid analyzer. Statistical analysis was used in the evaluation of the results (28).

Results and discussion

The amount of proteins per cell increases with cell growth (Table 1) (1, 14, 21, 27, 40). On a fresh weight basis a decrease in proteins can be observed (40). The same is true for the epidermal cells (Table 1). The protein content per cell of the epidermis is higher than the protein content per cell of the corresponding inner zones (Table 1). This is probably due to the fact that the epidermal cells are already differentiated. The electrophoretic analysis of the cells

Table 1

Protein content in various zones of the growing root

Zones of the root	Mg protein/lg fr.wt.	Mg protein ($x10^{-7}$)
Meristem	24.47±0.94	2.63±0.17
Elongating cells	3.71±0.59	3.02±0.34
Zone of root hairs	2.44±0.31	5.30±0.23
Epidermal cells of the zone of elongation	7.02±0.49	4.89±0.20
Epidermal cells of the zone of root hairs	6.60±0.97	11.00±0.65

showed that the cells of different zones of the root contain different proteins. The highest number of protein bands (not found in other regions) was observed in the meristematic region. Therefore, cell differentiation, known to be associated with an increase in protein synthesis (14, 27), was shown to be associated, at the same time, by a reduction of the number of proteins. This is true also for the epidermal cells as compared to those of the corresponding inner zones (cf. also 16, 20). Similar results have already been reported in the literature (23, 37, 42).

Differences in the protein composition of the cells from various zones of the root are also shown by the amino acid analysis of the isolated proteins (13, 29, 38). The results presented in Table 2 also supports this conclusion. The differences in the amino acid composition are not restricted to the soluble proteins (21).

Differences in proteins most probably reflects differences in enzymes. Acid phosphatase might play a role in root function (9, 15). As shown in Table 3, the various cell types of the root contain, indeed, various amounts of acid phosphatase. The highest values were found in the epidermis. This observation is in line with the role of epidermal cells in the transport processes (4, 5, 32). Most probably, not only the amounts of acid phosphatase are different in the various types, but also the phosphatase enzymes present are not identical. This is suggested by the different pH optima of the enzyme preparations obtained from various parts of the root: pH 4.5 in the meristematic cells (19)

Table 2

Amino acid composition of the cytoplasmic proteins in various zones of the lupine root (in micromoles per 100 mg protein)*

Amino acids \ Zones	Meristem	Zone of elongation	Zone of root hairs
Lysine	28.2	33.6	37.7
Histidine	5.96	5.26	4.4
Arginine	11.03	13.85	19.0
Cysteinic acid	—	traces	traces
Aspartic acid	22.00	27.3	43.3
Threonine	7.27	10.01	17.05
Serine	13.40	14.8	19.6
Glutamic acid	39.5	38.0	29.0
Proline	18.7	16.4	40.5
Hydroxiproline	—	traces	traces
Glycine	19.0	30.2	25.6
Alanine	12.0	28.5	26.1
Cystine	—	traces	traces
Valine	20.6	20.7	34.4
Methionine	traces	traces	traces
Isoleucine	7.4	26.01	12.7
Leucine	15.1	22.03	23.6
Tyrosine	2.4	7.02	4.22
Phenylalanine	5.0	6.86	8.76
Total	227.35	300.09	342.14

* Average of 5 replic ates.

Table 3

Activity of acid phosphatase in various zones of the growing root

Zones / Activity g P/h in	Meristem	Zone of elongation		Zone of root hairs	
	Total zone	Total zone	Epidermal cells	Total zone	Epidermal cells
10^6 cells	82.75	191.1	610.1	329.6	1497.1
1 mg protein	331.0	637.0	1225.0	622.0	1361.0
% activity; meristem = 100%	100.0	192.2	370.0	187.9	411.1

and pH. 6.0 in the growing zone Isoenzymes of acid phosphatase have already been described (25).

Peroxidase can oxidize IAA (16, 36) and can indirectly affect the RNA and protein synthesis as well (20). As shown in Table 4 IAA-oxidase and peroxidase activities are highest in the differentiated zones of the root. This might be connected with the lower IAA content of differentiated tissues (7, 12). The higher values of peroxidase activity in the differentiated cells are probably associated with the lignification of the cell walls (35). The considerable peroxidase activity in the meristem and in the zone of elongation might be connected with the oxidation as well as synthesis of IAA (30, 31).

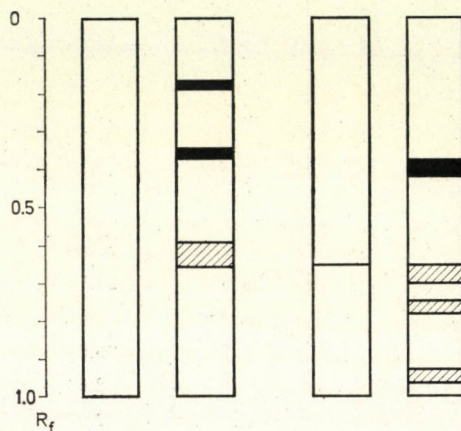



Fig. 1. Indoleacetic acid oxidase and peroxidase activity in the meristematic zone. Polyacryamide gel electrophoretograms. Left: electrophoresis for 50—60 min. Right: electrophoresis for 1 h 15 min.

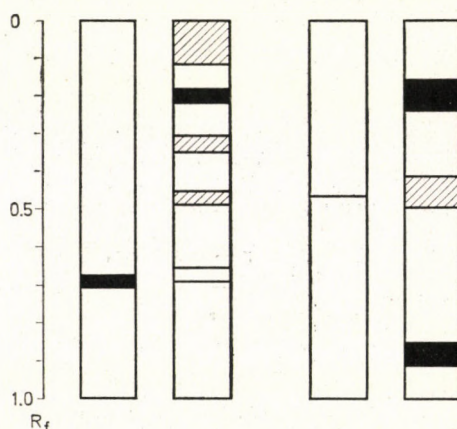



Fig. 2. Indoleacetic acid oxidase and peroxidase activity in the zone of elongation. Polyacryamide gel electrophoretograms. Left: electrophoresis for 50—60 min. Right: electrophoresis for 1 h 15 min.

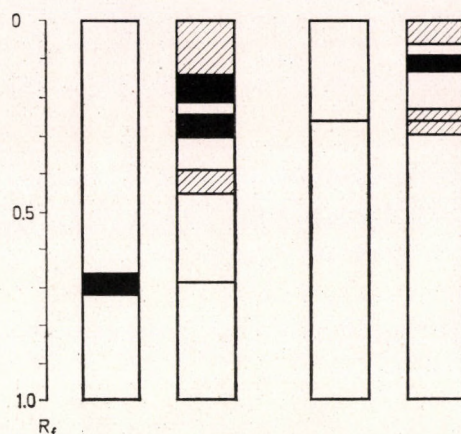



Fig. 3. Indoleacetic acid oxidase and peroxidase activity in the zone of root hairs. Polyacrilamide gel electrophoretograms. Left: electrophoresis for 50—60 min. Right: electrophoresis for 1 h 15 min.

Table 4

Distribution of IAA oxidase and peroxidase activity in various zones of the growing root

Zones \ Enzyme activity	IAA oxidase		Peroxidase	
	Units/l g protein $\times 10^{-5}$	%	Units/l g protein	%
Meristem	386	100	717	100
Elongating cells	795	206	687	95.8
Zone of root hairs	1199	310	1230	172

As shown in Figs 1, 2. and 3 the peroxidase isoenzyme spectrum of the cells of various zones is characteristically different. Only one IAA-oxidase band was found (Figs 1—3). These results are in agreement with those of SAHULKA (33) and MAST (24).

The results presented support the idea that the growth and differentiatio nof the root cells is associated with characteristic quantitative and qualitative changes in soluble proteins.

REFERENCES

1. Боннер Дж. (1967): Молекулярная биология развития. Изд. Мир. Москва.
2. Бояркин А. Н. (1951): Быстрый метод определения активности пероксидазы. Биохимия, **16,** 4.
3. Бутенко Р. Г. (1964): Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. Изд. "Наука", Москва.
4. Вахмистров д. Б. (1966): Современные представления о механизмах первичного поглощения солей растениями. Агрохимия, 11.

5. Вахмистров Д. Б. (1967): К вопросу о функции свободного пространства корней растений. Сравнительное изучение поглотительной способности эпидермальных и корковых клеток корней ячменя. Физиол. раст. 1.
6. Вейденберг А. Э., Сафонов В. И. (1968): Специфика состава белково-ферментного комплекса пыльцы различных видов и сортов яблони. Доклады АН СССР. **180,** 1242.
7. Воронков Л. А. (1968): Сдвиги в ауксиновои обмене при поражении кукурузы пузырчатой головней. Канд. дисс. Москва.
8. Гамбург К. З. (1966): Методы определения регуляторов роста и гербицидов, 57, «Наука».
9. Chang, C. W.—Bandurski, R. S. (1964): Exocellulare enzymes of corn root. Plant Physiol. **39,** 60.
10. Cohen, W.—Bier, M.—Nurd, F. F. (1958): On the mechanism of enzyme action LXXI. Comparative studies of acid phosphatases. Arch. Biochem. Bioph. **76,** 1.
11. Davis, B. J. (1964): Diss. electrophoresis. Method and application to human serum proteins. New York Academy of Sciences Annals, **121,** 404.
12. Зединг Г. (1955): Ростовые вещества растений. Москва, изд. ИЛ.
13. Иванов В. Б. (1964): Гистохимическое изучение белка в кончике корня кукурузы. Автореферат. канд. дисс. Москва.
14. Иванов В. Б. (1967): Деление и рост клетки. В кн. Физиология сельскохозяйственных растений, т. 1, Москва.
15. Fluid, R. A.—Ulrogge, A. Y. (1970): Yel Formation on nodal root surfaces of Zea mays. 1. Investigation of the gels composition. Plant and Soil, **2,** 331—343.
16. Fric, F. (1971): Enzyme des Indolylessigsäureabbaues in Gerstenblatten. "Biologica" (CSSR), **26,** 677—688.
17. Gomori, G. (1952): Microscopic histochemistry Principles and practice. Univ. of. Chicago Press. Chicago.
18. Honda, S. Y. (1956): The salt respiration and phosphate contents of bailey roots. Plant physiology, **31,** 1.
19. Jensen, W. A. (1956): The cytochemical localization of acid phosphatase in root tip cells. Amer. J. Botany, v. **43,** N 1.
20. Key, J. L. (1964): Ribonucleic acid and protein synthesis as essential processes for cell elongation. "Plant Physiol." **39,** 365—370.
21. Косулина Л. Г. (1971): Ультраструктурные и биохимические особенности клеток зон роста корня. Канд. дисс. Москва.
22. Lowry, O. H.—Rosenbrough, N. J.—Farr, A. L.—Randall, R. J. (1951): Protein measurement with the Folin phenol reagent. The Journal of Biological Chemistry, **193,** 265—275.
23. Mallery, Charles H. (1971): Protein metabolism of Allium radicle tips during germination. Physiol plant. **25,** 348—355.
24. Mast, C. A. van der (1970): Isoelectric focusing of indoleacetic acid degrading enzymes from pea roots. Acta bot. neer. **19,** 363—372.
25. Meyer, H.—Mayer, A. M.—Harel, E. (1971): Acid phosphatases in germinating lettuce-evidence for partial activation. "Physiol. plant." **24,** 95—101.
26. Morris, R. O. (1966): Changes in pea root proteins associated with tissue differentiation: the effect of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Biochemica et Biophysica Acta, **127,** 273.
27. Обручева Н. В. (1965): Физиология растущих клеток корня. Москва.
28. Плохинский М. А. (1966): Биометрия. Изд. „Мос. Университет".
29. Polter, C.—Müller-Stoll, W. R. (1968): Die Aminosäuren-zusammensetzung des sedimentierbaren Plasma-proteins verschiedener Segmente der Keimlingswurzel von Pisum sativum "Kulturpflanze", **16,** 97—110.
30. Riddle, V. M.—Mazelis, M. (1964): A role for peroxidase in biosynthesis of auxin. Nature **202,** 391.
31. Riddle, V. M.—Mazelis, M. (1965): Convertion of triptophane to indoleacetamide and further convertion to indolacetic and acid by plant preparations. Plant Physiology **40,** 481.
32. Сабинин Д. А. (1940): Минеральное питание растений. М.—Л.
33. Sahulka, J. (1970): Electrophoretic study on peroxidase, Indoleacetic Acid Oxidase and O-diphenol oxidase fractions in Extracts from Different Growth zones of Vicia faba. Z. Roots. Biol. plant. **12,** 191—198.
34. Сафонов В. И.—Сафонова М. П. (1969): Анализ белков растений методом вертикального микроэлекртофореза в полиакриламид.
35. Siegel, S. M. (1960): Phenol-mineral interaction. The oxidation of pyrogallol and other o-diphenols on silica gel. Experientia, **14,** 358.

36. SIEGEL, B. Z.—GALSTON, A. W. (1967): Indoleacetic acid oxidase activity of apoperoxidase. Science **157,** 1557—1559.
37. STEWARD, F. C.—LYNDON, R. F.—BARBER, J. T. (1965): Acrylamide gel electrophoresis of soluble plant proteins: a study on pea seedlings in relation to delvelopment. American Journal of Botany **52,** 155, 164.
38. Суманова Е. Е. (1966): Значение зон роста корня люпина в поглощении и превращении нитратов. Канд. дисс. Москва.
39. Сытник К. М.—Дудченко Л. Г. (1970): Особенности белкового обмена зон роста корня. Физиология и биохимия культурных растений. **2,** 6.
40. Сытник К. М.—Книга Н. М.—Мусатенко Л. И. (1972): Физиология корня. Изд. "Наукова Думка", Киев.
41. Хавкин Э. Е.—Вараксина М. Н.—Пешкова А. А. (1967): Выделение и разделение растворимых белков зон роста корней проростков кукурузы. В кн. Рост и клеточная дифференциация растений. Изд. "Наука", Москва, 44—56.
42 Чаянова С. С.—Курсанов А. Л. (1970): Сравнительное изучение белковых комплексов этиопластов и формирующихся из них хлоропластов. Физиология растений. **17,** 485—490.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1–4), pp. 305–316 (1973)

DIE PFLANZENDECKE AUF GRANIT UND GIPS IN BOSNIEN

HILDA RITTER-STUDNIČKA

SARAJEVO

(Eingegangen am 1. Januar 1973)

The author examined the plant cover of the granitic and gypsum soils of Bosnia and Hercegovina. An attempt is made to outline the characteristic features of the extreme habitats, manifest mostly in the moss flora. The examined species are very rare, with numerous montaine and subalpine elements on the Motajica (an isolated granite mountain on the Pannonian plain), and on the gypsum deposit near the Kulen Vakuf. The fragments of the plant cover on gypsum suggest that a vegetation similar to that on dolomite would develop here which, because of the looser soil, would be less extreme. Acidophilous elements also occur, *Leucobryum glaucum* is remarkable, growing immediately on the fresh soil.

Im Rahmen langjähriger Untersuchungen der Pflanzendecke auf Reliktstandorten in Bosnien und in der Herzegovina wurden auch die Granit- und Gipsvorkommen dieses Landes besucht.

Im Gegensatz zu den grossflächig entwickelten und häufigen Vorkommen der Dolomite und insbesondere der Serpentine sind Gips- und Granitaufbrüche selten. Ausserdem sind auf ihnen die Vorbedingungen zur Entwicklung bzw. Erhaltung der für die Pflanzendecke extremer Standorte charakteristischen Eigentümlichkeiten nur teilweise erfüllt. Erfahrungsgemäss kommen diese nur auf offenem Muttersubstrat zur Geltung, solange also die Pflanzendecke mit dem Substrat noch in direktem Kontakt steht, ferner müssen die Vorkommen grossflächig entwickelt sein, damit die stete Erneuerung der primären Standortverhältnisse gewährleistet bleibt, denn wird die Artengarnitur der Spezialisten, seltener Arten usw. durch Bodenbildung verdrängt, finden sie leicht ein Refugium auf dem benachbarten, entblössten Muttersubstrat. Günstiger sind ausserdem südlich exponierten Rohböden, da die warmen Lehnen reicher an seltenen Arten und besonders an alten Relikten und Endemiten sind als die kühlerenNordhänge.

Die Granit- und Gipsvorkommen in Bosnien sind aber nur von geringer Ausdehnung, und überdies werden die wenigen Aufbrüche auch noch wirtschaftlich genutzt, so dass ihre Vegetation dauernd gestört und beseitigt wird. Trotzdem sind sämtliche nenneswerte Vorkommen mit dem Ziel aufgesucht worden, die dortigen Verhältnisse zu studieren und das noch Vorhandene kennenzulernen.

Das Granitvorkommen der Motajica

Das einzige Granitvorkommen in Bosnien bildet die Motajica planina, die geologisch zum System der Granitinseln des südungarischen Berglandes gehört. Dieses isolierte Massiv erstreckt sich zwischen den Ortschaften Svinjara und Kobaš und ist im Norden von der Save begrenzt. Die höchste Erhebung beträgt 652 m, von wo sich die Lehnen gegen Süden sanft zur Ebene senken, gegen Norden, zur Save hin dagegen relativ steil abfallen.

Das Muttersubstrat ist auf der Motajica fast zur Gänze unter dicken Erdschichten begraben, die landwirtschaftlich genutzt und teilweise auch von Waldbeständen bestockt sind. Auch die Gipfelregion, in der auf Serpentin das Muttersubstrat beinahe regelmässig zu Tage tritt, ist von reifen Bodenschichten bedeckt; hier finden sich nur vereinzelte Granitblöcke vor, doch auch sie sind selten.

Das Muttersubstrat ist nur in einer Serie von Aufbrüchen am Fuss der Nordlehnen ober der Save, im Gebiet um Kaoci bei Rijeka sowie in der Schlucht des Baches Kamen potok entblösst. Es besteht aus weisslichem, körnigem Granit, der stellenweise abgebaut wird. Bei sämtlichen Aufbrüchen ober der Save und um Rijeka scheint es sich um aufgelassene Steinbrüche zu handeln.

Die Steinbrüche sind oft von Waldbeständen umschlossen, die auch in ihrer weiteren Umgebung häufig vertreten sind. Im Einklang mit dem Substrat gehören sie der acidiphilen Assoziation *Querco-Castanetum croaticum* Horv. an, das zufolge der Nordlage und den feuchten Saveufern reich an Buchen ist, die meist dominieren. Die extrem sauren Bedingungen gehen aus den Werten einer Bodenprobe hervor, die der Oberflächenschicht entnommen wurde: das pH in H_2O beträgt 4,7, in n-KCl 3,7, der Basensättigungsgrad des Adsorptionskomplexes (V. in %) 37,43%, die Humusmenge 9%. Entsprechend diesen Verhältnissen finden sich zahlreiche kalkmeidende Arten, wie *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Rubus hirtus* W. K., *Hieracium vulgatum* Fries, *Luzula albida* (Hoffm.) DC.; ferner treten die Farne *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. und *Athyrium filix-femina* (L.) Roth und die Moose *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Polytrichum formosum* Hedw., *Dicranum scoparium* Hedw. u. a. Arten reichlich auf, die zu den charakteristischen Arten der kalkmeidenden Buchenwälder-*Quercion roboris-petraeae* Br.Bl.- (Boros A. 1968) gehören.

Auf den hohen Feuchtigkeitsgehalt der Luft weist das häufige Auftreten von *Salix capraea* L. und *Impatiens noli-tangere* L. hin. Bemerkenswert in diesen Waldbeständen ist noch das Vorkommen von *Hypericum androsaemum* L.

Betula pendula Roth. bildet mitunter Gruppen, denen sich *Pteridium aquilinum* und *Calluna vulgaris* anschliessen, die auf offenem Granit, besonders bei der Ortschaft Rijeka ein fragmentarisches *Querco-Betuletum* Tx. aufbauen. *Calluna vulgaris* wächst hier gleichfalls direkt auf den entblössten Graniten und nicht auf entblössten Mineralböden, wie man es sonst bei ihr gewohnt ist.

So lange die Steinbrüche noch abgebaut werden, wird ihre Pflanzendecke dauernd gestört, vereinzelte Arten finden sich also hauptsächlich auf dem Schutt um die Verarbeitungs- und Verladeplätze der Granitblöcke. Je länger die Zeit, die seit der Auflassung der Steinbrüche verstrichen ist, um so reicher werden diese Standorte an Arten und Individuenzahle, ins-

besondere aber gelangt die Moosdecke zu ansehnlicher Entwicklung und überzieht die Granitfelsen immer mehr.

An höheren Pflanzen finden sich hier Arten kalkarmer oder ausgelaugter Böden, wie *Luzula albida* (Hoffm.) DC. *Rumex acetosella* L. *Hypochoeris radicata* L. *Geranium robertianum* L., *Veronica officinalis* L., *Spergularia rubra* (L.) J. S. et K. B. Presl., *Aira elegans* Willd., *Sedum cepaea* L., *Lychnis viscaria* L., *Potentilla argentea* L. *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. während sich an den Schuttstellen meist widerstandsfähigere Pflanzen oder Ubiquisten ansiedeln, wie beispielsweise *Tanacetum vulgare* L., *Sedum sexangulare* L., *Thymus pulegioides* L. subsp. *montanus* W. K., *Hieracium pilosella* L., *Chondrilla juncea* L., *Lychnis coronaria* (L.) Desr., *Cerastium glomeratum* Thuill., *Myosotis ramosissimus* Roch. u. a, während feuchtigkeitsliebende Arten auf die lokalen Bedingungen hinweisen, wie *Eupatorium cannabinum* L., *Cardamine impatiens* L., *Sagina subulata* (Sw.) Presl., *Gnaphalium uliginosum* L., *Tussilago farfara* L. u. a. Nicht selten tritt hier *Phytolacca americana* L. auf die in Nordbosnien im allgemeinen recht verbreitet ist.

Die ungestörten Bestände sind hauptsächlich durch drei Arten charakterisiert, die zur Blütezeit auffallend zur Geltung kommen: *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hay., *Lychnis viscaria* L. und *Gallium mollugo* L. subsp. *erectum* (Huds.) Aschers. In gleicher Zusammensetzung besiedeln diese Pflanzen auch die etwas südöstlicher gelegenen dunklen Felsen der Antigorit-Serpentine bei Seferovac.

Wie aus diesem Überblick zu entnehmen ist, bietet die Pflanzenwelt auf Granit keinerlei Besonderheiten. Dagegen verdient die Moosvegetation grosses Interesse. In ihr findet sich eine Reihe von Arten, für die die Motajica der einzige bekannte Fundort in Bosnien und in der Hercegovina geblieben ist und die meist auch zu Seltenheiten der Moosflora Jugoslawiens gehören. Aber ganz abgesehen von der Seltenheit oder Häufigkeit der einzelnen Arten überrascht der grosse Reichtum an Moosen, die ja auschliesslich auf die wenigen Fundorte der offenen Granitfelsen beschränkt sind. So sind auf diesen Örtlichkeiten insgesamt 99 Moosarten gefunden worden, eine Zahl, in die die Wassermoose nicht mit einbezogen wurden.

Unter diesen Granitbewohnern sind 46% der Arten allgemein verbreitet und meist indifferent bezüglich ihrer Standortansprüche, 8% sind Kalkbewohner und weitere 46% gehören kalkmeidenden Arten (22%) oder Silikatbewohnern (24%) an.

Die interessantesten Arten gehören mit wenigen Ausnahmen zu den Silikatbewohnern oder Kalkfliehern, also zu Moosen deren Vorkommen auf der Motajica edaphisch bedingt ist. Von ihnen sind 9 Arten in Bosnien und der Herzegovina bisher nur von der Motajica bekannt geworden, drei besitzen noch je einen Fundort in diesem Gebiet, und meist alle sind auch in Jugoslawien äusserst selten. Als Beispiele mögen einige der markantesten Arten

erwähnt werden: so ist das boreale Element *Brachyodontium trichodes* (Web.) Fuern. in Jugoslawien ausser aus der Motajica nur noch aus Slowenien bekannt geworden. Weiter ist *Blindia acuta* (Huds.) B. S. G. eine sehr seltene acidiphile Art von nördlichem Charakter; das Vorkommen von *Atrichum tenellum* (Röhl.) B.S.G. ist auch deshalb interessant, weil die Art sonst Torfmoore besiedelt. Ferner ist das gleichfalls nordische Moos *Hygrophynum eugyrium* (B.S.G.) Broth. ausser von Slowenien nur von der Motajica bekannt gewesen. Erst in jüngster Zeit ist sie in torfbesiedelnden Reliktbeständen in 2 Karstpoljen Bosniens gefunden worden.

Weitere Beispiele des isolierten Vorkommens auf der Motajica sind *Pohlia elongata* Hedw., *Trichodon cylindricus* (Hedw.) Schimpr., und *Schistidium alpicola* (Hedw.) Limpr. *Mnium lycopodioides* Schwägr. kommt in Bosnien und in der Herzegovina zwar noch auf einem Fundort vor, der aber ausser zwei Vorkommen in Slowenien der einzige bekannte in Jugoslawien ist.

Es ist auffallend, dass die seltenen Moose so häufig nordischen Arten oder Gebirgselementen angehören. Die diesbezügliche Analyse hat ergeben, dass insgesamt 28% der Moose Elemente der montanen oder der Hochgebirgszone sind; Arten von allgemeiner Verbreitung bis Kosmopoliten machen 45% aus, Moose von atlantisch-subatlantischer Prägung 13% und von atlantisch-mediterraner 14%.

Ferner kommen auf der Motajica noch 10 Varietäten verschiedener Arten vor, die nur von ihr bekannt wurden, da es sich aber bei den Arten selbst um weiterverbreitete Moose handelt, sind ihre Varietäten jedenfalls ökologisch nicht von Bedeutung, weshalb sie weiter nicht in Betracht gezogen werden. Die einzige Ausnahme ist vielleicht *Plagiothecium roeseanum* B.S.G. var. *gracile* Breid., bei der es sich um seine alpine Form handelt (SCHUMACHER in litt.).

Die auffallende Häufigkeit der Moose kann zum Teil mit dem feuchten lokalen Klima erklärt werden, vielleicht auch mit dem Umstand, dass Blütenpflanzen auf Silikaten zugunsten der Kryptogamen zurücktreten. Die Häufigkeit von Arten aus hohen Lagen und solcher von nordischem Charakter lässt sich jedoch nur mit dem Phänomen extremer Standorte in Zusammenhang bringen. Es ist eine bekannte Tatsache, dass Silikate feuchtere und kühlere Standorte bilden als Kalk, wie auch das tiefe Herabgehen montaner Elemente auf dieser Unterlage beobachtet wurde. So berichtet z. B. WRABER über ein tiefes Hinabsteigen acidophiler Buchenwälder auf Nordlehnen oder auf feuchten, kühlen Standorten, wobei er diese Erscheinung als edaphisch bedingte Subklimax bezeichnete (WRABER, M. 1958). In unserem Fall darf jedoch nicht ausser acht gelassen werden, dass es sich bei der Motajica um einen Berg handelt, der isoliert aus der pannonischen Ebene emporragt und von der Zone der bosnischen Mittelgebirge noch weit entfernt ist. Auch befindet sich ja die Mehrzahl der montanen Arten und Gebirgsbewohner nicht in der

Gipfelregion des immerhin über 600 m hohen Berges, sondern meist an seinem Fuss, in den Steinbrüchen über dem Saveufer, die 100 bis 130 m hoch liegen. Nur wenige Vorkommen stammen aus grösseren Höhen.

Die grosse Seltenheit der einzelnen Silikatbewohner, ihre Herkunft aus hohen Lagen oder aus der borealen Zone, wie auch die ganze Artengarnitur der bodensauren Buchenwälder, die ja gleichfalls der montanen Stufe angehören und sich hier gewissermassen extrazonal auf den Graniten der Motajica zusammenfinden, entsprechen den Merkmalen, die auf extremen Standorten beobachtet wurden. In der Moosflora, die weniger unter den Eingriffen des Menschen gelitten und auf den wenigen offenen Granitflächen der Motajica ein Refugium gefunden hat, sind sie noch zum Ausdruck gekommen.*

Die Gipsvorkommen

Die Gipsvorkommen sind etwas häufiger als jene des Granits, doch sind sie von noch geringerer Ausdehnung. Ausserdem werden die meisten abgebaut, so dass ihre Pflanzendecke weitgehendst vernichtet wird.

Mit Ausnahme des Gipsaufbruches von Volari bei Jajce sind alle Vorkommen von grösserer Bedeutung aufgesucht worden. So das Vorkommen nordwestlich von Ključ, das zwischen Jajce und Bos. Petrovac liegt, jenes von Donji Vakuf bei Bugojno und das grosse Vorkommen bei Kulen Vakuf südlich von Bihać im Unatal.

Das Vorkommen bei Ključ liegt um die Ortschaften Velagici und Kopljenica am Fuss des Berges Kantarevac. Es handelt sich hierbei um mehrere Gipsaufbrüche, die abgebaut werden und einige von ihnen sind wieder aufgelassen worden.

Die Pflanzenwelt scheint sich auf diesen Stellen jedoch sehr schwer zu regenerieren, so dass die weissen Gipsflächen weithin sichtbar sind. Die vorhandene Pflanzenwelt auf den Rändern um die Steinbrüche bilden Arten der Steinfluren, wie sie im Gebiet allgemein verbreitet sind, so *Scabiosa leucophylla* Borb., *Achillea nobilis* L., *Calamintha acinos* (L.) Clainv. f. *villosa* (Pers.) Hay, *Scrophularia canina* L., *Galium mollugo* L., *Berteroa mutabilis* (Vent.) DC., und andere. An etwas geschützteren Stellen kommen noch Arten hinzu, die auf Kalkfelsen oder Dolomiten häufig sind, wie *Lembotropis nigricans* (L.) Griseb., *Campanula rotundifolia* L., *Micromeria thymifolia* (Scop.) Fritsch, *Dorycnium herbaceum* Vill., *Thymus pulegoides* L. subsp. *montanus* W. K. var. *danubialis* (Simk.) Ronn. et var. *margarittaianus* (Lyka) Ronn., während von den Neubesiedlern Elemente wie *Crepis rhoeadifolia* M. B., *Diplotaxis muralis* (L.) DC., *Erigeron acris* L., *Prunella laciniata* L., u. a. und an feuchteren Stellen *Tussilago farfara* L. am Gipsschutt häufiger zu beobachten sind.

* Die Moosflora auf den Granitfelsen der Motajica ist bereits zu Beginn unseres Jahrhunderts untersucht worden (GLOWACKY J. 1906) und hat sich seither bezüglich der Arten nicht viel geändert, doch sind die aufgelassenen Steinbrüche über den Saveufern an Arten reicher geworden.

Die von mir gesammelten Moose hat Herr Dr. A. SCHUMACHER, Waldbröl, bestimmt, und ich danke ihm für seine Hilfe auch an dieser Stelle wärmstens.

Wie schon im Hinblick auf die beschränkten Vorkommen nicht anders zu erwarten ist, handelt es sich um eine wenig typische Vegetation. Die auf geschützteren Stellen vorkommenden Arten entsprechen dem Grundstock der Pflanzen, wie sie auf Dolomitvorkommen in Bosnien auftreten. Dies würde mit der Erfahrung aus anderen Ländern im Einklang stehen, nach der die Gipsvegetation aus einer kalkliebenden Flora besteht. Auch die dürftige Pflanzendecke der Gipsinseln in den Alpen ist aus basophilen Strauchpionieren, kalkliebenden und indifferenten Arten zusammengesetzt (BRAUN-BLANQUET J. 1964).

Ähnliche Verhältnisse wie bei Ključ können auch auf dem Vorkommen von Donji Vakuf beobachtet werden, das sich in der nächsten Nähe des genannten Ortes befindet. Dieses Vorkommen bildet einen geschlossenen Komplex und ist wesentlich grösser als jenes von Ključ, doch ist die Gipsgewinnung auch auf ihm nach wie vor im Gange. Das Vorkommen wird terassenförmig abgebaut und durch Kraftfahrzeuge befahren, so dass seine Vegetation nicht zur Ruhe kommen kann. Trotzdem ist die Pflanzendecke um die Gipsaufbrüche reichhaltiger, was schon durch ihre grössere Ausdehnung bedingt ist.

Auch hier finden sich viele Arten, die den Grundstock der Pflanzendecke auf Dolomit bilden, wie *Aethionema saxatile* (L.) R. Br., *Sedum ochroleucum* Chaix., *Bupleurum veronense* Turra, *Galium purpureum* L., *Achillea nobilis* L., die hier besonders häufig ist. Ferner sind hier Pflanzen mediterraner Herkunft in grösserer Zahl vertreten, wie *Trifolium dalmaticum* Vis., *Ajuga chamaepitys* (L.) Schreb., *Orlaya grandiflora* (L.) Hoffm., *Hypericum perforatum* L. subsp. *angustifolium* (DC.) Gaud., wie auch Elemente der Trockenrasengesellschaften häufig sind, so *Sedum sexangulare* L., *Petrorhaga saxifraga* (L.) Lk., *Berteroa mutabilis* (Vent.) DC., *Sedum maximum* (L.) Hoffm., *Helianthemum ovatum* (Viv.) Dunal, *Potentilla tommasiniana* F. Schultz, *Leontodon hispidus* L., *Bromus erectus* Huds., *Asperula cynanchica* L., *Crepis setosa* L. u .a., wobei es sich im allgemeinen um Vertreter der *Festuco Brometea* handelt, die auf die Umweltbedingungen bezüglich der Trockenheit und des Kalkreichtums des Bodens hinweisen. Demgegenüber überrascht das Auftreten von *Rumex acetosella*, einer kalkmeidenden Pflanze auf dem umliegenden Gipsschutt.

Von Interesse ist hier ferner die grosse Verbreitung von *Polygala supina* Schreb., einer Art, die in Bosnien und in der Herzegovina auf extremen Standorten selten fehlt, und auch hier, insbesondere bezüglich der Individuenzahl, an das Gipsvorkommen gebunden ist. Im Gegensatz zu den Vorkommen auf Serpentin ist sie hier, wie auch auf Dolomit, durchwegs durch die var. *bosniaca* Murb. vertreten.

An das Gipsvorkommen von Donji Vakuf ist ferner *Linum hirsutum* L. gebunden, eine pontische Art, die hier den zweiten Fundort in Bosnien

und in der Herzegovina besitzt. Der erste liegt weitab von ihm nach dem Westen hin in Trockenrasengesellschaften des Livanjsko Polje.

So karg auch die Reste der Pflanzendecke sind, so lassen sie doch erkennen, dass die Gipsaufbrüche bei ungestörter Entwicklung eine den Dolomiten in Bosnien und in der Herzegovina ähnliche Vegetation tragen würden, die zwar keine Gipsspezialisten beinhalten könnte, wie es bei den grossen Vorkommen in Spanien und Nordafrika der Fall ist, (DUVIGNEAUD, P. et DENAEYER—DE SMET, S. 1967 und BOUKRHIS, M. et LOSSAINT, P. 1972), doch bestünde auch hier der Grundstock der Pflanzendecke aus Vertretern der *Festuco-Brometea* bzw. des *Chrysopogoni-Satureion subspicatae*, die durch seltene Arten des Gebietes, durch Endemiten und vielleicht auch durch Relikte angereichert wäre (RITTER-STUDNIČKA H. 1962). Wegen der Beschaffenheit des weichen Gipses geht jedoch die Bodenentwicklung hier leichter vonstatten, so dass die Verhältnisse weniger extrem gestaltet wären als auf Dolomit.

Das interessanteste Vorkommen in Bosnien hätte jenes bei Kulen Vakuf im Unatal sein können, da es nicht nur das grösste ist, sondern auch wegen der minderen Qualität des Gipses nicht abgebaut wird. Als Substrat für die Pflanzenwelt hätte es jedenfalls genügt, um die Eigentümlichkeiten von Reliktstandorten zum Ausdruck zu bringen, doch sind leider auch hier die Vorbedingungen nicht erfüllt.

Das Vorkommen erstreckt sich nördlich von Kulen Vakuf am rechten Ufer der Una in einem geschlossenen Komplex von ungefähr 6 km Länge und 1,5 bis 2 km Breite zwischen den Ortschaften Rajnovci und Zaglavica und wird im Westen von der Una, im Osten von den steilen Hängen der Osječenica begrenzt. Ausserhalb dieses geschlossenen Vorkommens treten stellenweise noch kleinere Aufbrüche südlich und westlich von ihm auf.

Das Muttersubstrat ist sehr weich und zerbröckelt förmlich zwischen den Fingern, so dass die Bodenbildung leicht vonstatten geht, wie auch tatsächlich der bei weitem grösste Teil dieses Vorkommens von dicken entwickelten Bodenschichten bedeckt ist. Der offensichtlich fruchtbare Boden wird meist landwirtschaftlich genutzt, stellenweise auch von einem *Querco-Carpinetum croaticum* Horv. eingenommen. Das weisslich schimmernde Muttergestein tritt stellenweise zutage, wird aber von den täglich vorüberziehenden Schafherden abgeweidet, so dass die Vegetation auch hier dauernd geschädigt wird. Geschütztere Stellen finden sich hauptsächlich um Quellen, mitunter in den bewaldeten Teilen auf Blössen, auch sind die zur Una abfallenden Böschungen oft nur von seichten Erdschichten bedeckt und sehr skelettoid, so dass sie noch teilweise Rohbodencharakter tragen.

Aus Resten der Rohbödenvegetation kann entnommen werden, dass auch dier Pflanzen auftreten, die auf den brüchigen Dolomiten niemals fehlen, wie die schon erwähnten *Aethionema saxatile* (L.) R. Br., *Hornungia petraea* (I.) Rchb., *Thalictrum minus* L., wie auch viele Arten der Felsfluren und

Trockenrasengesellschaften häufig sind, so z. B. *Coronilla emerus* L. subsp. *emeroides* (Boiss. et Spreng) Wbhf., *Ceterach officinarum* DC., *Petrorhagia prolifera* (L.) P. W. Ball et Heyw. *Sedum sexangulare* L., *Thymus montanus* W. K. var. *danubialis* (Simk.) Ronn. und var. *margarittaianus* (Lyka) Ronn., *Melica ciliata* L., *Consolida regalis* S. F. Gray, *Medicago arabica* (L.) Huds., *Campanula bononiensis* L., *Satureja montana* L. u.a.m.

Die Waldbestände beinhalten Elemente, die sonst in Bosnien selten sind, wie *Crataegus oxyacantha* L., *Ranunculus auricomus* L., *Cardamine trifolia* L., was jedoch nicht dem Boden, sondern der geographischen Lage dieses Gebiets zuzuschreiben ist. Eher kann mit diesem das Auftreten von Arten erklärt werden, die im allgemeinen kalkmeidende Böden aufsuchen, wie *Polypodium vulgare*, L., *Oxalis acetosella* L., *Viola riviniana* Rchb., *Erythronium dens-canis* L., während die basiphile *Hepatica nobilis* Mill. wieder ungemein verbreitet ist, was sonst in diesem Gebiet nicht der Fall ist. Im Bereich der Moosflora ist die Mischung baso- und acidophiler Elemente noch weit ausgeprägter, was später noch besprochen wird.

Aus den angeführten Beispielen ist zu ersehen, dass die Flora des Gipskomplexes von Kulen Vakuf keine Besonderheiten aufweist, die mit dem Phänomen extremer Standorte in Zusammenhang stünden, doch sind an einigen Arten intensiver gefärbte Blüten beobachtet worden. So ist *Berteroa mutabilis* and *Cardaminopsis arenosa* meist mit rötlich gefärbten Blütenblättern versehen, was auf Kalk nur selten und auf Serpentin niemals der Fall ist; *Veronica chamaedrys* wies hier und auch bei Kulen Vakuf besonders intensiv gefärbte Blüten auf, wie das auch bei *Lathyrus tuberosus* und insbesondere bei *Lathyrus venetus* beobachtet werden konnte.

Die Ernährung der Pflanzen scheint auf Gips anders, und zwar für die Pflanzen günstiger zu verlaufen als auf Kalk, und wenn auch nur wenige diesbezügliche Beobachtungen vorliegen, so mögen sie an dieser Stelle nicht unerwähnt bleiben.

So ist der osmotische Druck im Zellsaft von Gipspflanzen höher als in jenen der gleichen Art, die am gleichen Tag von Kalk gesammelt wurden:

	Osmotischer Druck in Atmosphären im Zellschaft der Pflanzen von	
	Gips	Kalk
Lotus corniculatus	15.32	14.11
Dorycnium herbaceum	14.35	11.94
Tunica saxifraga	14.47	12.06

Diesen Daten ist zu entnehmen, dass bei den untersuchten Arten im Zellsaft von Gipspflanzen mehr gelöste Substanzen vorliegen. Tatsächlich

ergab auch die Analyse von Ca und Mg im Zellsaft der Gipspflanzen höhere Werte:

	Mval in 1 Liter Frischwasser		
	Ca	Mg	Gesamtsäure
Lotus corniculatus auf Gips	150	125	523
auf Kalk	77	76	370

Etwas abweichend davon verhalten sich die Werte, die aus der Asche gewonnen wurden, aus denen ja die gesamten Kationen, die von den Pflanzen aufgenommen wurden, hervorgehen:

	g in 1kg Trockensubstanze	
	Ca	Mg
Lotus corniculatus auf Gips	20.76	1.26
auf Kalk	28.42	2.88
Silene cucubalus auf Gips	26.86	2.76
auf Kalk	24.74	8.92

Demnach hat *Lotus corniculatus* dem Kalkboden mehr Calcium entzogen als dem Gips, die Oxalatpflanze *Silene cucubalus* hingegen mehr dem Gipsboden. Beide aber haben wesentlich weniger Mg aus dem Gips- als aus dem Kalkboden aufgenommen.

Auch in der Anatomie konnten Unterschiede festgestellt werden, u. zw. sind die Zellwände dünnwandiger Gewebe bei Pflanzen auf Gips, wie etwa im Blattmesophyll und in der Epidermis besser ausgebildet, bzw. stärker verdickt als bei der gleichen Art auf Kalk, so bei *Polygala supina*, *Thymus montanus* und im Gewebe der Petalen von *Silene cucubalus*. Ferner ist bei *Polygala supina* die Zahl der Stomata bei Pflanzen auf Gips höher als bei jenen auf Dolomit:

	Zahl der Stomata auf 1 mm² der Epidermis der *Polygala supina* auf	
	Gips	Dolomit
Unterseite des Blattes	96—128	80
Oberseite des Blattes	64—96	48—80

was sich mit der intensiveren Atmung, dem rascheren Stoffwechsel oder mit der erhöhten Xeromorphie erklären liesse.

Diese wenigen Beispiele können selbstredend keinen Aufschluss über die unterschiedliche Ernährung auf Gips und über ihre Ursachen geben, doch beweisen sie immerhin ihr Vorhandensein. Zumindest scheint unter den humi-

deren Verhältnissen der Gipsvorkommen in Bosnien eine leichtere Aufnahme oder bessere Verarbeitung der Nährstoffe auf Gips zu bestehen.

Wie auf den Granitfelsen der Motajica, kommen auch auf dem Gipsvorkommen von Kulen Vakuf die Eigentümlichkeiten extremer Standorte in der Moosflora besser zum Ausdruck. In diesem Trockengebiet ist die Zahl der Moosarten auf Rohböden allerdings sehr gering: sie umfasst insgesamt 22 Arten, von denen 6 Hygrophyten sind, die im Bereich von Quellen auftreten und meist dem *Cratoneurion commutati* angehören.

Der Anteil der mediterranen Arten ist hier naturgemäss höher als auf der Motajica, doch kommen auch hier montane Elemente vor; 6 Arten sind im Gebiet sehr selten, während es sich bei 6 weiteren überraschenderweise um acidophile Moose handelt.

Wegen ihrer Seltenheit ist unter den Hygrophyten *Oxyrrhynchium speciosum* (Brid.) Wstf. erwähnenswert, das mit Ausnahme von Slowenien nur noch von 3 Fundorten in Jugoslawien bekannt war. Auch *Dialytrichia mucronata* (Brid.) Broth. ist sehr selten. Aus unserem engeren Gebiet war es nur aus der Herzegovina bekannt, so dass es sich hier um den ersten Fundort in Bosnien handelt.

Die folgenden 4 Arten sind im untersuchten Gebiet wie auch in Jugoslawien gleichfalls äusserst selten. Hierbei handelt es sich meist um montane oder nordische Arten. So ist *Cratoneuron decipiens* (De Not.) Loeske in Jugoslawien nur sporadisch in Hochgebirgen verbreitet und auch in Bosnien und der Herzegovina nur auf einem Fundort in der Zelengora, einem Hochgebirge, gefunden worden. Gleichfalls selten und neu für Bosnien und die Herzegovina sind ferner *Anomodon rugelii* (C. Muell.) Keissl. und *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske. Auch *Drepanocladus sendtneri* (Schimp.) Wstf. ist erst in den letzen Jahren aus Bosnien bekannt geworden, wo es meist in Reliktbeständen auf Torfschichten in den Karstpoljen sowie im Bereich wasserreicher Karstquellen festgestellt wurde, da hier die Ansprüche dieser nordischen Art erfüllt sind.

Von besonderem ökologischem Interesse aber sind die 6 acidophilen Arten die sich hier auf Gips eingefunden haben. Sie kommen jedoch durchaus nicht auf versauerten, isolierten Humusschichten vor, sondern liegen direkt dem entblössten Gips auf und gehören zur Artengarnitur der kalkmeidenden Buchenwälder (Boros, A. 1968) oder zu den Silikatbewohnern. Unter ihnen ist nur *Trichodon cylindricus* (Hedw.) Schimp. eine seltene Art, wobei von besonderem Interesse ist, dass sich der zweite Fundort dieser Art in Bosnien und der Herzegovina auf der Motajica befindet. Bei den übrigen handelt es sich um folgende, im allgemeinen recht verbreitete Arten: *Ditrichum heteromallum* (Hedw.) Britt., *Oxystegium cylindricus* (Brid.) Hilp., *Polytrichum formosum* Hedw., *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp., und *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Angstr.

Die relativ hohe Zahl acidophiler Elemente auf Gips, überrascht, insbesondere aber von *Leucobryum glaucum*, das als Indikator saurer Böden gewertet wird, hier aber auf blossem Muttersubstrat auftritt, mit diesem also in direktem Kontakt steht. Die Erscheinung ist damit zu erklären, dass kalkmeidende Pflanzen sehr wohl auf Gips zu gedeihen vermögen, wie ja auch *Rumex acetosella* auf den Rohböden bei Donji Vakuf beobachtet wurde.

Gipsböden, die Calcium in leicht löslichen Verbindungen enthalten, werden nach Volk nicht immer von Kalkpflanzen eingenommen, sondern können auch von kalkmeidenden Arten besiedelt sein (Volk, O. H. 1935). Auch sei hier an die Versuche mit den empfindlichen *Sphagnum*-Arten erinnert, die mit geringen $CaCO_3$-Lösungen getötet wurden, während sie eine 15mal höhere Gipskonzentration schadlos ertagen haben. (H. Paul in Kinzel 1968). Der Grund wird mit der toxischen Wirkung der alkalischen Reaktion des Kalkbodens erklärt, während neutrale Ca-Salze, wie es der Gips ist, kalkmeidende Arten nicht schädigen.

Bei den Gipsböden von Kulen Vakuf handelt es sich aber um natürliche Standorte, auf denen ja zahlreiche Faktoren die Zusammensetzung der Pflanzendecke bestimmen. Und trotzdem finden sich acidophile Arten auf kalkreichen Böden, die mit diesen in unmittelbarem Kontakt stehen.

Zusammenfassung

Die Pflanzendecke auf Granit- und Gipsböden, die als Reliktstandorte gewertet werden, wurde in Bosnien und der Herzegovina untersucht. Die Eigentümlichkeiten solcher Böden kamen jedoch nicht zu voller Entwicklung, da es sich um kleine Vorkommen handelt, ihr Muttersubstrat grösstenteils unter enwickelten Bodenschichten liegt und die wenigen Aufbrüche meist wirtschaftlich genutzt werden.

Trotzdem konnten einige Charakterzüge extremer Standorte festgestellt werden, die hauptsächlich in der Moosflora zur Geltung kommen, wie etwa das Vorkommen äusserst seltener Arten und zahlreicher Elemente der montanen- oder der Hochgebirgszone auf der Motajica, einem isolierten Granitberg in der pannonischen Ebene, sowie auf dem Gipsvorkommen bei Kulen Vakuf.

Fragmente der Pflanzendecke auf Gips weisen darauf hin, dass sie eine dolomitähnliche Vegetation tragen würden, die zufolge der leichteren Bodenbildung weniger extrem wäre. Mitunter konnten intensiver gefärbte Blüten beobachtet werden, wie das Auftreten acidophiler Elemente, was besonders bei *Leucobryum glaucum* auffiel, das unmittelbar den Rohboden besiedelte.

LITERATUR

1. Boros, A. (1968): Bryogeographie und Bryoflora Ungarns. Budapest.
2. Boukrhis, M.—Lossaint, P. (1972): Spécificité biogéochimique des plantes hygrophiles de Tunisie. Oecol. Plant 7, 45—68. Paris.

3. BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. Wien—New York.
4. DUVIGNEAUD, P.—DENAEYER—DE SMET, S. (1967): Essai de classification chimique (éléments minéraux) des plantes gypsicoles du bassin de l'Èbre. Bull. Soc. Roy. Belg. **101,** 279—291.
5. GLOWACKY, J. (1906): Bryologische Beiträge aus dem Okkupationsgebiet. Verh. Zoo. Bot. Ges. Wien **56,** 186—207.
6. HORVAT, I. (1963): Šumske zajednice Jugoslavije. Šumarska enciklopedija Zagreb.
7. KATZER, F. (1925): Geologija Bosne i Hercegovine. Sarajevo.
8. KINZEL, H. (1968): Kalkliebende und kalkmeidende Pflanzen in stoffwechselphysiologischer Sicht. Naturw. Rundschau, **21,** 12—16.
9. MARTINČIĆ, A. (1968): Catalogus florae Jugoslaviae, Bryophyta, Musci, II. Acad. scient. art. Sloven. Ljubljana.
10. PAVLETIĆ, Z. (1955): Prodromus flore briofita Jugoslavije. Zagreb.
11. RITTER-STUDNIČKA, H. (1962): Flora i vegetacija na dolomitima Bosne i Hercegovine. V. Zajedničke crte flore i vegetacije na pojedinim obradjenim kompleksima. Godišnjak Biol. Inst. Univ. Sarajevo **15,** 77—112.
12. VOLK, O. H. (1935): Kalk- und Gipspflanzen, ein Beitrag zu dem Kapitel Boden und Pflanze. Ber. D. Bot. G. **9,** 53.
13. WRABER, M. (1958): Biljnosociološki prikaz kestenovih šuma Bosne i Hercegovine. Godišnjak Biol. Inst. Univ. Sarajevo **11,** 139—182.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 317—327 (1973)

PROBLEME DER NATÜRLICHEN WIEDERBEWALDUNG VON NATURSCHUTZGEBIETEN MIT XEROTHERMSTANDORTEN IM SÜDLICHEN TEIL DER DDR

R. SCHUBERT

SEKTION BIOWISSENSCHAFTEN DER UNIVERSITÄT HALLE

(Eingegangen am 1. Januar 1973)

In the GDR the wild-life reserve areas with xerothermous habitats lie, in most of the cases, in agriculturally unused fields, which are, for the time being, not utilized either for grazing or for moulding, but are allowed to develop almost entirely by themselves. There are only a few inextensive areas of xerothermous swards in unwooded and natural locations, which do not become re-forested after the discontinuation of influence byman: The xerothermous swards, evolved through viniculture, extensive agricultural use, and animal husbandry, together with the deforestation xerothermous woods become sooner or later bushy again and eventually develop into xerothermous forests.

Der Übergang zur industriellen Produktion in der Ladwirtschaft, wie er sich gegenwärtig in unserem Land vollzieht, bringt strukturelle Veränderungen in der Agrarlandschaft mit sich, wie sie in diesen Ausmassen seit Beginn des intensiven Ackerbaues in unseren Landschaften nicht aufgetreten sind. Die Grossflächenwirtschaft und der damit bedingte Einsatz von landwirtschaftlichen Grossgeräten lässt eine ökonomisch vertretbare Nutzung von kleinen, abgelegenen, durch das Geländerelief schwer zugänglichen Flächen immer fragwürdiger werden. Der Umgestaltungsprozess der Agrarlandschaften umfasst deshalb nicht nur die eigentlichen landwirtschaftlichen Nutzflächen, sondern in starkem Masse auch die nunmehr aus der landwirtschaftlichen Nutzung herausfallenden Landschaftsteile, die anderen Nutzungsarten zugeführt werden müssen. Sie werden entweder der Forstwirtschaft zugesprochen oder, soweit das möglich ist, dem Obstbau bzw. dem Erholungswesen, z. B. zur Anlage von Bungalow-Siedlungen. Gelegentlich werden sie jedoch auch als Ödland liegengelassen oder gar als Müllabladeplätze bzw. zur Gülleablagerung verwendet.

Die Naturschutzgebiete mit Xerothermstandorten gehören in den meisten Fällen zu solchen landwirtschaftlichen Ausschlussflächen, die gegenwärtig weder einer Mahd noch einer Beweidung unterliegen, sondern in ihre Entwicklung völlig sich selbst überlassen sind, wenn man vom Betritt durch einige wenige Erholungssuchende oder Blumenliebhaber absieht. Ein Verbiss der Gehölze durch zu hohen Wildbestand kann fast ausgeschlossen werden, lediglich Wildschweine wühlen gelegentlich auch in den Xerothermrasen und verletzten an einzelnen Stellen die Grasnarbe.

Eine ganze Reihe von Xerothermrasen verdanken aber ihre Entstehung, wie archivalische und vergleichend-vegetationskundliche Studien ergeben haben, der Tätigkeit des Menschen. So konnte z. B. von. H. D. KNAPP (1972) nachgewiesen werden, dass die Halbtrockenrasen des NSG »Leutratal« bei Jena weitgehend auf Standorten früherer Weinbergestocken und selbst die Blaugrashalden auf früheren Triften vorkommen, die durch Abholzen lichter Blaugras- oder Orchideen-Rotbuchenwälder zustande kamen. Untersuchungen von K. HELMECKE (1972) ergaben, dass der S-Rand des Kyffhäusers, heute bevorzugter Standort interessanter Xerothermrasen auf weite Strecken hin von Weinrebenkulturen bestanden war. Überhaupt war auf den Muschelkalk- und Gipsstandorten der mittelalterliche Weinbau sehr weit verbreitet gewesen und viele unserer heutigen Xerothermrasen verdanken ihm letztlich ihre Entstehung.

Ein zweiter entscheidender Faktor für die Vegetationsstruktur der Xerothermstandorte des südlichen Teils der DDR ist die im Mittelalter sehr weit verbreitet gewesene Schafzucht. Gerade die lichten, wärmebegünstigten Hangwälder werden die Möglichkeit geboten haben, durch Zurückdrängen der Gehölze leicht offenzuhaltende Schaftriften zu gewinnen. Für sehr

viele unserer Naturschutzgebiete [z. B. POXDORFER Hang, Grosser Seeberg (RAUSCHERT mskr.), Steinklöbe (JAHR mskr.)] ist für die Vergangenheit eine solche extensive Beweidung durch Schafe nachweisbar. Einige Halbtrockenrasen wurden schliesslich bis in die jüngste Vergangenheit hinein einmal jährlich gemäht [z. B. Leutratal REICHHOFF mskr.), Kräuterwiese am Burgberg bei Waltershausen (RAUSCHERT mskr.)], Auf alten Flurkarten erscheinen deshalb viele unserer hutigen Xerothermrasenstandorte als Schaftriften oder als einschürige Mähwiesen, soweite sie nicht noch als Weinberge eingetragen sind.

Schliesslich gibt es eine Reihe von Xerothermstandorten, die erst durch den Ackerbau (vgl. MAHN 1957) entstanden sind, wie die inmitten von Ackerflächen liegenden Porphyrkuppen bei Halle, die durch Erosion bei ackerbaulicher Nutzung als ihrer Umgebung herausgeschält wurden, ein Vorgang, der noch heute nachweisbar ist.

Ist somit wohl der grösste Teil unserer Xerothermstandorte durch die Tätigkeit des Menschen entstanden und vielleicht über viele Jahrhunderte hin erhalten worden, so darf jedoch nicht vergessen werden, dass es auch natürliche, ohne das Zutun des Menschen, waldoffene Xerothermstandorte gibt. Solche befinden sich im Bereich der Bergrutsche an exponierten Felspodesten, an Steilhängen und schliesslich im Bereich der cañonartigen Durchbruchstäler unserer Mittelgebirgsflüsse. Hier sind sicher natürliche Initialen unserer Xerothermrasen, von denen aus auf dann die Besiedlung der Sekundärstandorte mit erfolgt ist. Dabei sollte allerdings bedacht werden, dass viele unserer Xerothermrasenarten durchaus auch in lichten, wärmeliebenden Wäldern zu gedeihen vermögen und von dort aus auf die offenen Stellen herausgetreten sein können, z. B. *Sesleria varia*, *Calamagrostis varia*, *Brachypodium pinnatum*, *Koeleria pyramidata*, *Carex humilis*, *Anthericum liliago*, *Euphorbia cyparissias*, *Betonica officinalis*, *Calamintha vulgaris*, *Viola hirta*, *Verbascum phoeniceum*, *Cynanchum vincetoxicum*, *Thalictrum minus*, *Origanum vulgare*, *Peucedanum cervaria*, *Bupleurum falcatum*, *Serratula tinctoria*, *Lactuca perennis*, *Trifolium montanum*, *Filipendula hexapetala*, zahlreiche Orchideen, wie *Ophrys apifera*, *O. instectifera*, *Orchis ustulata*, *O. tridentata*, *O. militaris*, *Epipactis atrorubens* und viele andere Arten.

Im südlichen Teil der DDR sind Naturschutzgebiete mit Xerothermstandorten auf die niederschlagsärmeren Landschaften der Hügel- und Flachländer beschränkt. Am Rande der Mittelgebirge sind sie nur noch im Bereich der Durchbruchstäler zu finden. Stets handelt es sich um Standorte, die sich ihrer Umgebung gegenüber durch ständigen oder wenigstens zeitweise ungünstigeren Wasserhaushalt und höhere Wärmetönung auszeichnen. Vielfach sind es Gebiete stärkerer Reliefenergie, wie Kuppen, Steilhänge oder Hangschultern bzw.-rippen.

Nach der vorherrschenden Standortsfaktorenkombinationen lassen sich eine Reihe unterschiedlicher Typen von Naturschutzgebieten mit Xerothermstandorten erkennen, wobei den bodenbildenen Ausgangsgesteinen eine hohe vegetationsdifferenzierende Bedeutung zukommt. Jedem Typ sind bestimmte natürliche Initialstandorte und Vegetationskomplexe eigentümlich und auch ein bestimmtes Mass an menschlicher Beeinflussung. Es lassen sich folgende Typen unterscheiden:

— NSG im Bereich von Steilhängen kalkreicher Ausgangesteine, z. B. Muschelkalksteilstufen und tiefeingeschnittene Täler in Muschelkalk- in Devon- und Zechsteinkalkgebieten. Natürliche Initialen der hier vorkommenden Xerothermrasen können an Felspodesten oder im Bereich von Bergrutschen gesucht werden. Die meisten waldoffenen Standorte sind jedoch als Weinberge oder Schaftriften genutzt gewesen. Neben den meist als *Lithospermo-Quercetum* Br.-Bl. 32 oder als *Seslerio-Fagetum* (Meusel 39) Moor 52 an die Xerothermrasen anschliessenden Wälder sind als Gehölzassoziationen noch das *Viburno-Cornetum* Rauschert 68, das *Ligustro-Prunetum* Tx. 52 s.str. und die Assoziationsgruppen der Felsenbirnen- und Zwergmispelgebüsche (vgl. Rauschert 1968) vorhanden. Die Xerothermrasen selbst gehören Assoziationen der Verbände des *Bromion* Br.-Bl. 36, des *Mesobromion* Br.-Bl. et Moor 38 em. Oberd. 49, des *Astragalo-Stipion* Knapp 44 und des *Cirsio-Brachypodion* Had. et Klika 44 an. Als charakteristische Assoziationen seien nur hervorgehoben das *Gentiano-Koelerietum* Kuapp 42, das *Onobrychido-Brometum* (Scherr 25) Th. Müller 66, das *Epipactis-Sesleriatum* Lohmeyer 53, das *Geranio-Stipetum* Mahn 65, das *Teucrio-Stipetum* Mahn 65 und das *Bupleuro-Brachypodietum* Mahn 65.

— NSG im Bereich von Sandsteinsteilhängen, z. B. bei Buntsandstein- oder Kreidesandsteinstufen bzw. in tiefeingeschnittenen Tälern in Buntsandstein- oder Kreidesandsteingebieten. Natürliche Initialen von Xerothermrasen sind in diesen Gebieten nur sehr kleinflächig in der Nähe von exponierten Felspodesten zu finden. Die meisten offenen Rasenstandorte sind sekundärer Natur und in der Regel durch Schafweide bedingt. Die Wälder, die auch hier meist dem *Lithospermo-Quercetum* Br.-Bl. 32, gelegentlich aber auch dem *Potentillo-Quercetum* Libb. 33 zuzurechnen sind, stehen im Komplex mit Gebüschen des *Ligustro-Prunetum* Tx. s. str. und Xerothermrasen, als deren wichtigste Assoziationen das *Festuco-Stipetum* Mahn 65, das *Festuco-Brachypodietum* Mahn 59, das *Filipendulo-Helictotrichetum* Mahn 65, das *Galio-Agrostidetum* Hueck 31 em. Mahn 65 genannt seien, sowie Zwergstrauchheiden des *Euphorbio-Callunetum* Schub. 60.

— NSG im Bereich von Steilhängen des Zechsteingipses. Hier finden sich natürliche Initialen der Xerothermrasen an den steilen Abrutschflächen von Erdfällen oder im Bereich ausgelaugter Quellkuppen. Die Xerothermrasen werden umgeben entweder vom *Seslerio-Fagetum* (Meusel 39) Moor 52 oder vom *Luzulo-Quercetum petraeae* Knapp 42 em. Oberd. 67. Als charakteristische Assoziationen der waldfreien Standorte seien das *Fumano-Seslerietum* W. Schub. 63, das *Parnassio-Seslerietum* W. Schub. 63 und das *Festuco-Callunetum* Schub. 60 genannt. Die Standorte unterlagen wegen ihrer Unzugänglichkeit auch in früherer Zeit kaum

einer grösseren Nutzung. Lediglich im Bereich der Quellkuppen erfolgte ein Zurückdrängen des Waldes. Anders liegen jedoch die Verhältnisse an den etwas weniger steil geneigten Hängen, an denen sich gelegentlich auch etwas Löss oder Stinkschieferzersatzmaterial halten konnte. An den sonnseitigen Hänge kann es zum Komplex von *Lithospermo-Quercetum* Br.-Bl. 32 mit vorgelagerten Saumgesellschaften aus dem Verband des *Geranion sanguinei* Tx. ap. Th. Müller 51 und anschliessenden Xerothermrasen der Assoziation des *Fumano-Seslerietum* W. Schub. 63, des *Teucrio-Stipetum* Mahn 65 und an den flachestgründigen Standorten des *Teucrio-Festucetum* Mahn 59 kommen. An diesen Standorten sind die Xerothermrasen durch die extensive Beweidung stark ausgebreitet worden. Der Betritt der Weidetiere und die Gehölzwegnahme leistete durch die bodenphysikalischen Eigenschaften des Gipszersatzes dabei einer weitreichenden Erosion Vorschub (vgl. ELLENBERG 1963).

— NSG an Steilhängen, Hangschultern und Hangrippen im Bereich palaeozoischer und eruptiver Gesteine der Durchbruchstäler am Rande der Mittelgebirge. Die in diesen Naturschutzgebieten auftretenden Xerothermrasen sind weitgehend natürlich und ohne Zutun des Menschen entstanden. Eine Beeinflussung durch den Menschen ist wegen der Unzugänglichkeit der Standorte kaum zu erwarten. Die Xerothermwälder liegen meist als *Potentillo-Quercetum* Libb. 33 oder alks *Cytiso-Quercetum* Pauca 41 bzw. als *Calluno-Quercetum* Schlüter 59 vor. Von Gebüschgesellschaften seien die Assoziationsgruppe der Felsenbirnen- und Zwergmispelgebüsche genannt, als typische Xerothermrasengesellschaften das *Astero-Festucetum pallentis* Stöcker 62, das *Hieracio-Dianthetum gratianopolitanae* Stöcker 62, das *Sedo-Festucetum pallentis* Marstaller 69 und als typische Ass. der Zwergstrauchheiden das *Antherico-Callunetum* Stöcker ap. Schub. 60

— NSG im Bereich von Kuppen aus Eruptiv- oder palaeozoischen Gesteinen, die aus der umgebenden Landschaft als Härtlinge herausragen. Die Xerothermrasen dieser Naturschutzgebiete verdanken ihre Entstehung und Erhaltung weitgehend dem Menschen. Solche Kuppen waren früher bevorzugte Gebiete für Schafhutung, dienten als Zufluchtsstätten bei kriegerischen Ereignissen oder als Kultstätten. In jedem Fall unterlagen sie einer starken Beeinflussung. Zum Teil verdanken sie ihre Entstehung, wie zahlreiche Porphyrkuppen bei Halle, erst dem Ackerbau und einer damit einsetzenden Feinerdeerosion. Soweit auf solchen Kuppen noch Waldreste zu finden sind, gehören sie meist dem *Cytiso-Quercetum* Pauca 41 oder dem *Luzulo-Quercetum petraeae* Knapp 42 em. Oberd. 67 an. Gebüsche sind nur gelegentlich als *Ligustro-Prunetum* Tx. 52 s. str. oder als *Roso-Ulmetum* Schub. et Mahn 59 zu finden. Von den Xerothermrasengesellschaften seien als häufigste Assoziationen das *Thymo-*

Festucetum cinereae Mahn 59, das *Cynancho-Festucetum* Mahn 65, das *Galio-Agrostidetum* Hueck 31, das *Festuco-Stipetum* Mahn 65 und das *Festuco-Brachypodietum* Mahn 69 sowie das *Filipendulo-Helictotrichetum pratensis* Mahn 65 genannt, von den Zwergstrauchheiden das *Euphorbio-Callunetum* Schub. 60. Die meisten dieser Assoziationen sind als Sekundärgesellschaften anzusehen und haben zumindest im Bereich der genannten Kuppen keine natürlichen, waldoffenen Standorte.

— Das gleiche gilt für die Xerothermrasen im Bereich tiefergründiger aber exponierter Geschiebemergel-, Keuper-, Sand- und Lössstandorte in Trockengebieten. Sie stocken meist auf Ödländereien, die aus den verschiedensten Gründen nicht in die Ackernutzung genommen worden sind und dann meist einer Beweidung durch Schafe unterlagen. Nur gelegentlich grenzen sie an Wälder, die dann meist der Assoziation des *Galio-Carpinetum* Oberd. 57 em. Th. Müller 66 zugehören. Gelegentlich sind sie von Gebüschen des *Roso-Ulmetum* Schub. et Mahn 59 und *Ligustro-Prunetum* Tx. 52 s. str. umgeben oder durchsetzt. Als wesentlichste Xerothermrasengesellschaften seien das *Festuco-Stipetum* Mahn 65 und das *Festuco-Brachypodietum* Mahn 59 genannt. In allen mir bekannten Fällen handelt es sich um Sekundärstandorte. Die Tatsache, dass *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca* u. *F. sulcata* sehr gern Sekundärstandorte besiedeln, beweist das häufige Vorhandensein an jungen Wegrändern und Eisenbahndämmen, die sich aus Lössmaterial aufbauen. Aus ihrem Vorkommen kann also keinesfalls auf eine Ursprünglichkeit des Standortes geschlossen werden.

Zusammenfassend können wir feststellen, dass im südlichen Teil der DDR nur wenige, kleinflächige, natürlich waldfreie Standorte der Xerothermrasen vorhanden gewesen sind (vgl. Meusel 1940, 1941). Durch Weinbau, extensive Ackernutzung und Viehtrift, verbunden mit Abholzen der Xerothermwälder wurden die Xerothermrasen sehr stark ausgebreitet. Es kann deshalb nicht wundernehmen, wenn sich solche sekundär entstandenen Steppenheiden, wie es auch von Soó selbst für den ungarischen Raum angenommen wurde (1926, 1940, 1943), bei Nachlassen der menschlichen Beeinflussung wieder in Gebüsche und schliesslich in Wald zurückentwickeln. Dabei spielt die durch die lange Entwaldung stattgefundene Erosion der Feinerde durchaus keinen durchgehenden Hinderungsgrund für die Neuausbreitung von Gehölzen, wenngleich auch dadurch für die Xerothermrasen oft neue Standorte entstanden sind, an denen sie die neue Bewaldungsphase längere Zeit werden überdauern können.

Welche Tatsachen sprechen für ein Vordringen von xerothermen Gehölzen in den Bereich der Xerothermrasen und welche Strukturveränderungen ergeben sich daraus? Bei vielen Xerothermrasenstandorten ist ein Eindringen

von Junggehölzen, die wie Jahresringzählungen ergeben haben meist ein Alter 2—20 Jahren und eine Höhe von 20—30 cm aufweisen, vom Waldrand her oder von Altgebüschen aus festzustellen. Als Beispiel für eine solche Gehölzinvasion mag eine Feinkartierung gelten, die von St. Rauschert

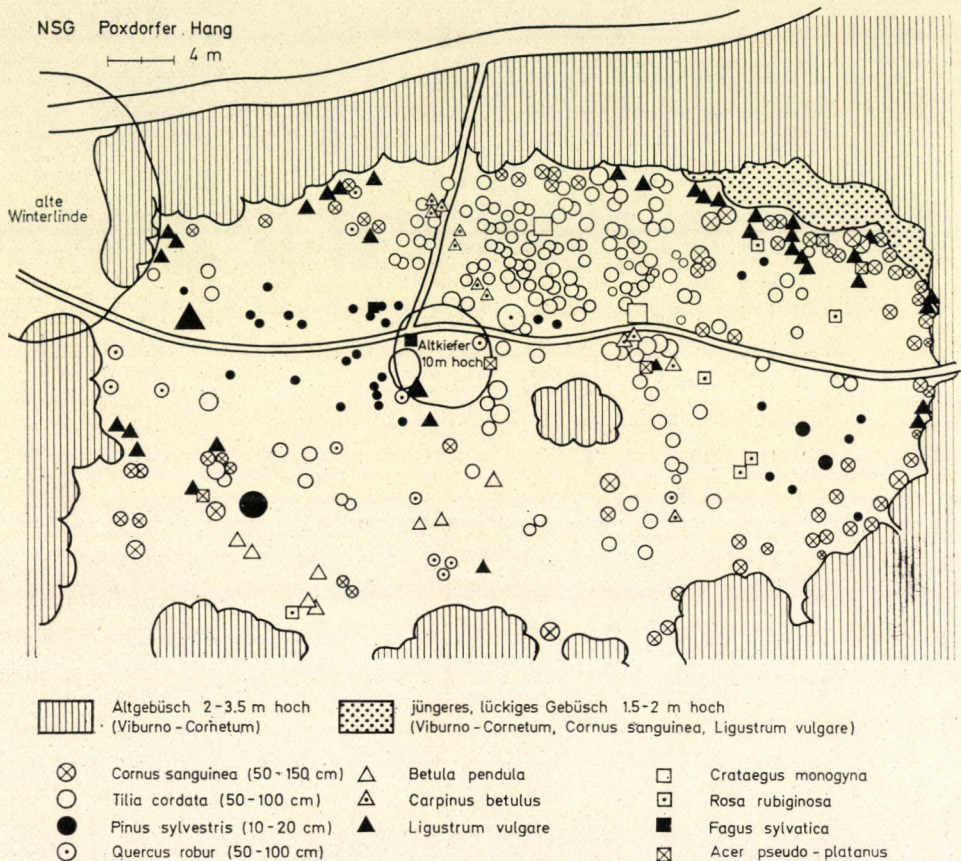



Abb. 1

1972 im Naturschutzgebiet »Poxdorfer Hang« durchgeführt wurde. Dieses Naturschutzgebiet, im Kreis Eisenberg gelegen, war bis 1946 ein Gutsbesitz und extensiv beweidet. Ab 1946 wurde die Beweidung eingestellt. Selbst die grösste der heute noch »gehölzfreien« Xerothermrasenflächen, die durch ihren Orchideenreichtum ausgezeichnet ist, zeigt wie Abb. 1 deutlich erkennen lässt, eine beginnende Bebuschung. Beachtet man die Angaben über die Verteilung, das Alter und die Höhe der Sträucher, so wird es sicher, dass in jüngster Zeit auch hier der Abbau der Halbtrockenrasen durch Gehölze eingesetzt hat. Es ist zu erkennen, dass einerseits von der Altlinde her eine Invasion von Jung-

NSG Kalktal
Profil 1
SSW - NNO
Pinus nigra
15 m
Pinus nigra
10 m
Betula pendula
15 m
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
Picea abies
Quercus robur
Rosa canina
Viburnum lantana
Stipa capillata
Sesleria varia
Festuca ovina
Brachypodium pinnatum
Bunter Erdflechten - Verein

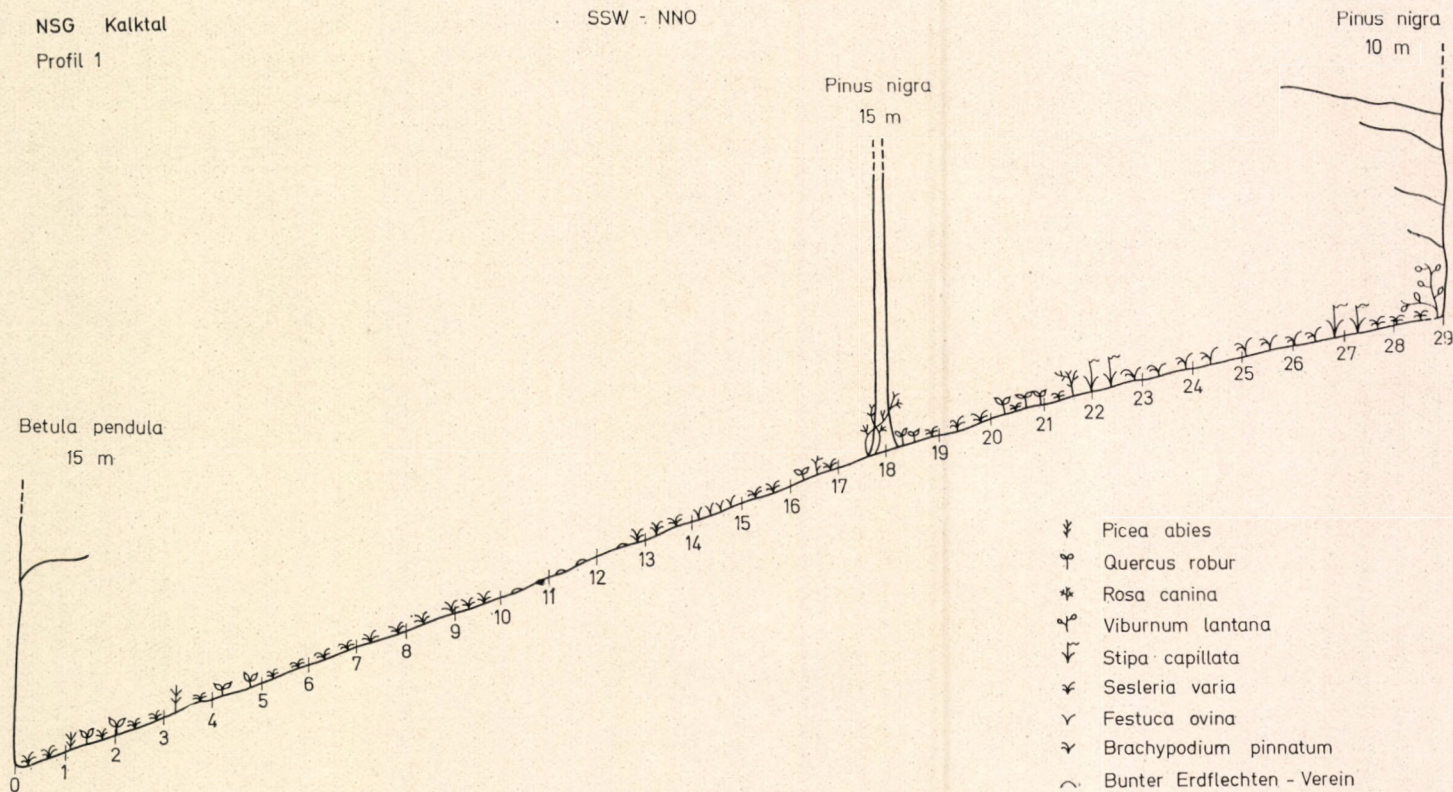



Abb. 2

linden (1972 1—6 jährig) erfolgt, andererseits aber auch vom Altgebüschrand und den Altgebüschinseln *Viburno-Cornetum*-Gehölze in die Xerothermrasen vordringen. Diese Altgebüsche waren schon vor dem Einstellen des Weideganges vorhanden, blieben aber auf kleine Flächen beschränkt, da die vor-

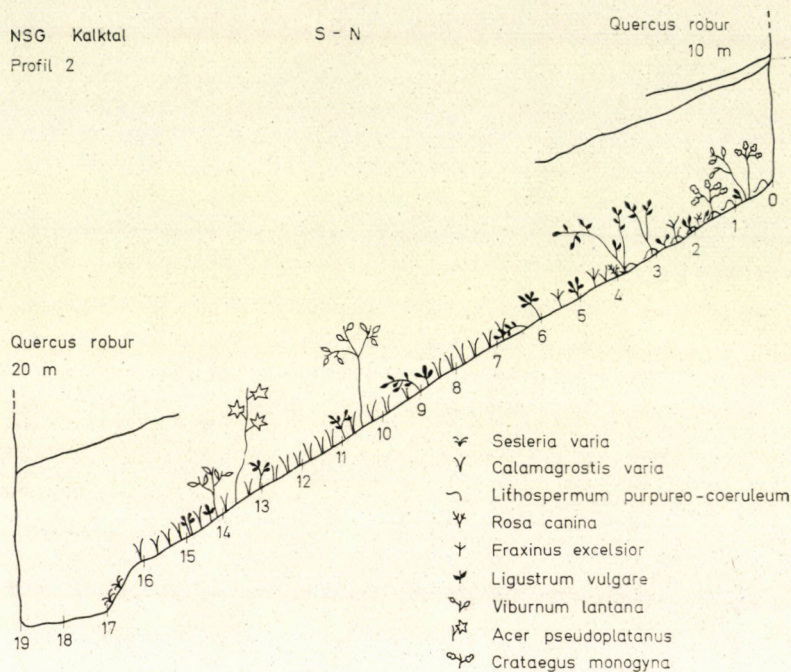



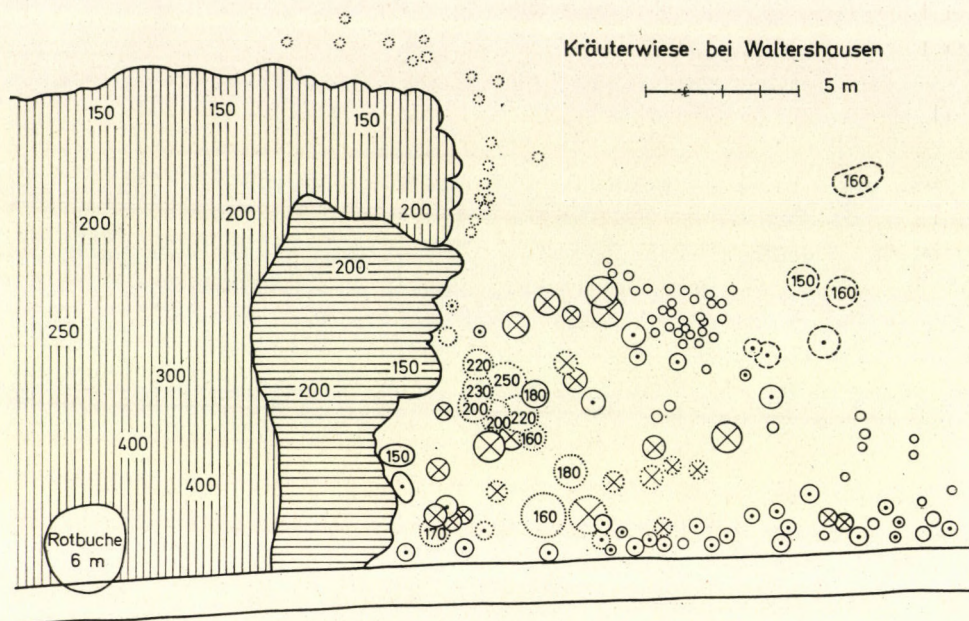
Abb. 3

dringenden Gehölzkeimlinge ständig im Alter von 1—2 Jahren dem Verbiss durch das Weidevieh zum Opfer fielen. Ganz ähnliche Bilder ergeben sich bei Vegetationsprofilen, die vom Verfasser z. B. im Bereich des Naturschutzgebietes Kalktal auf Gipsstandorten bei Frankenhausen am Südrand des Kyffhäusers aufgenommen wurden (Abb. 2, 3). Das Vorhandensein eines Überganges von einem »als Klimax zu betrachtenden Wald in Grasheide« (MEUSEL 1940) muss deshalb nach Meinung des Verfassers nicht unbedingt als Zeichen für eine natürliche Vegetationsverteilung gelten (vgl. dagegen MEUSEL 1940), sondern kann durchaus auch im Bereich sekundärer Xerothermrasenstandorte vorgefunden werden.

Den Altgebüschen ist, wie auch aus Abb. 1. ersichtlich ist, ein Jungstrauch-Gürtel vorgelagert, in dem vielfach an der Abnahme des Alters mit der Entfernung vom Altgebüsch die Einwanderungsrichtung klar abzulesen ist. Dadurch wird die ursprüngliche scharfe wirtschaftsbedingte Grenze der Wälder

zu den Altgebüschen (zum Waldmantel), zum Waldsaum und schliesslich zu den Xerothermrasen immer mehr verwischt (vgl. JAKUCS 1961 u. MÜLLER 1962). Wie durch standortsklimatische und ökophysiologische Untersuchungen von HELMECKE in Xerothermrasen des Naturschutzgebietes 'Ochsenburg-Ziegelhüttental' am Südrand des Kyffhäusers 1972 nachgewiesen werden konnte, ändert sich der Wasserhaushalt von Xerothermrasen von den Extremgesellschaften, z. B. des *Teucrio-Festucetum*, zu mesophileren Assoziationen, z. B. zum *Fumano-Seslerietum*, sehr stark zu gemässigteren, waldgünstigeren Verhältnissen. Das gleiche tritt aber auch ein, wenn Xerothermrasen durch Altgehölze oder durch Gebüsche beschattet werden; auch hier entstehen lokalklimatische Bedingungen, die ein Aufkommen von Junggehölzen sehr begünstigen. Mit zunehmender Bebuschung der Xerothermstandorte werden diese also ständig waldfreundlicher. Es überrascht deshalb nicht, dass sich oft im Schattbereich der Altgehölze und Altgebüsche ein besonders starker Gehölzaufwuchs zeigt (vgl. Abb. 2, 3).

Es könnte als Argument gegen eine zunehmende Bebuschung angeführt werden, dass viele der aufgekommenen Junggehölze in extrem trockenen Witterungsperioden wieder absterben werden. Dem ist entgegenzuhalten, dass selbst in den extremen Dürreperioden von 1969 kein Absterben der Junggehölze beobachtet werden konnte (vgl. HELMECKE 1972), währenddessen viele Xerothermrasenelemente verdorrten. Schliesslich kann auch heute noch nachgewiesen werden, dass beim Aufhören der Mahd und der Beweidung, wie das von ST. RAUSCHERT (1972) von den Halbtrockenrasen des NSG »Kräuterwiese« bei Waltershausen durch eine Feinkartierung demonstriert werden konnte (Abb. 4), sofort eine Bebuschung einsetzt. Auf den Randpartien dieser Xerothermrasen, die jährlich einmal im Jahr gemäht werden, kommen an den Stellen, die von der Mähmaschine nicht erfasst werden, sofort Sträucher auf, die ihrerseits das Mähen erschweren, weshalb im nächsten Jahr diese Standorte dann nicht mehr gemäht werden. Die angegebene Strauchhöhe lässt diesen Vorgang in der Abbildung sehr deutlich werden.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass durch die in unserem Land sich durchsetzende Industrialisierung der Landwirtschaft die Mahd und extensive Beweidung von Xerothermrasen immer stärker zurücktritt. Bis auf wenige, meist kleinflächige, natürlich gehölzfreie Standorte sind die Xerothermrasen im südlichen Teil der DDR an Standorten zu finden, die nur durch den Menschen von Wald frei gehalten werden. Bei Aufhören der Nutzung durch den Menschen setzt naturgemäss eine Wiederbewaldung ein, die in den meisten Fällen über Gebüschstadien führt, in denen dann die Gehölze der Xerothermwälder aufkommen. Die Xerothermrasen werden bei diesem Vorgang abgebaut, wobei es im Schattbereich der Gehölze gelegentlich zunächst zu einer Ablösung von Xerothermrasengesellschaften mit zunehmender Mesophilie kommen kann (*Bromion*→*Mesobromion; Astragalo-Stipion*→*Cirsio-*

	bis 40 cm	40 - 80 cm	80 - 120 cm
Populus tremula	◌	⊙	⊗
Prunus spinosa	○	⊙	⊗
Rosa canina		⊙	⊗

Gebüsch von P. tremula

Gebüsch von P. tremula und P. spinosa

Die Zahlen in den Kreisen sind Höhenangaben in cm

Abb. 4

Brachypodion). Im Bereich der Gipsstandorte scheint allerdings die Bewaldung direkt über einen Eichen-Birken-Vorwald zu gehen (vgl. HELMECKE 1972).

Besonders gefährdet erscheinen naturgemäss die Halbtrockenrasen (*Cirsio-Brachypodion* und *Mesobromion*) und die thermophilen Staudenfluren (*Origanetalia* Th. Müller 61) die nach unseren Untersuchungen einer sehr raschen Bebuschung unterliegen. Die Trockenrasen (*Astragalo-Stipion* und *Bromion*) zeigen bis auf die von Natur aus waldfreien Standorte gleichfalls ein Eindringen xerothermer Gehölze, so dass auch hier, wenngleich die Sukzession sicher ungleich langsamer vor sich geht, eine Wiederbewaldung zu erwarten ist. Inwieweit der Bebuschungsvorgang durch eine Eutrophierung der Xerothermrasen, die z. B. durch Industriestäube (Zementwerke) oder Abtrift von Dünger (z. B. bei Flugzeugeinsatz bei Ausbringen biologisch aktiver Substanzen) erfolgt und durch eine Zunahme von nitrophilen Ruderal-

und Segetalarten nachgewiesen werden kann, beschleunigt wird, ist zur Zeit noch nicht zu entscheiden.

In den entstehenden Xerothermwäldern und -gebüschen gibt es sicherlich lichtere Stellen, an denen sich viele Xerothermrasenarten werden halten können. Es sollte aber nicht übersehen werden, dass bei dem relativ schnellen Wiederbewaldungsvorgang für viele Xerothermsrasenarten durchaus die Gefahr des Aussterbens gegeben ist. Ökologisch begründete Pflegemassnahmen in Naturschutzgebieten mit Xerothermrasen erscheinen deshalb dringend notwendig.

LITERATUR

1. Ellenberg, H.: (1963) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Einf. in die Phytologie IV, T. 2, Stuttgart.
2. Helmecke, K. (1972): Ökologische Untersuchungen an Pflanzengesellschaften im NSG 'Ochsenburg-Ziegelhüttental'. Diss. Halle.
3. Jahr, H. (1972): Vegetationskundliche Untersuchungen in den NSG 'Steinklöbe' bei Nebra und 'Neue Göhle' bei Freyburg. Dipl. Arb. Mskr. Halle.
4. Jakucs, P. (1961): Die phytozönologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas. Budapest.
5. Knapp, H.-D. (1973): Der Einfluß des Menschen auf die Vegetationsverhältnisse im Leutratal bei Jena. Arch. f. Landsch. pfl. u. Naturschutz.
6. Mahn, E. G. (1957): Über die Vegetations- und Standortsverhältnisse einiger Porphyrkruppen bei Halle. Wiss. Zeitschr. Univ. Halle, Math.-Nat. R. VI/1, Halle 177—208.
7. Mahn, E. G. (1959): Vegetations- und standortskundliche Untersuchungen an Felsfluren, Trocken- und Halbtrockenrasen Mitteldeutschlands. Diss. Halle.
8. Mahn, E. G. (1965): Vegetationsaufbau und Standortsverhältnisse der kontinental beeinflußten Xerothermrasengesellschaften Mitteldeutschlands. Abh. d. sächs. Akad. d. Wiss. zu Leipzig, Math.-nat. Klasse **49**, Berlin, 1—138.
9. Mahn, E. G. (1966): Die ökologisch-soziologischen Artengruppen der Xerothermrasen Mitteldeutschlands. Bot. Jahrb. **85**, Stuttgart 1—44.
10. Meusel, H. (1939): Die Vegetationsverhältnisse der Gipsberge im Kyffhäuser und im südlichen Harzvorland. Hercynia **2**,
11. Meusel, H. (1940): Die Grasheiden Mitteleuropas. Bot. Arch. **41**, 357—519.
12. Meusel, H. (1941): Die Steppenheiden des Kyffhäusers, gesehen im Rahmen der eurosibirischen Hügelsteppenvegetation. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **59**, 272—276.
13. Müller, Th. (1962): Die Saumgesellschaften der Klasse Trifolio-Geranietea-sanguinei, Mitt. Flor.-soz. Arb. gem. N. F. **9**, 95—140.
14. Rauschert, St. (1968): Die xerothermen Gebüschgesellschaften Mitteldeutschlands. Diss. Halle.
15. Rauschert, St. (1972): Bericht über vegetationskundliche Untersuchungen in einigen Naturschutzgebieten mit Xerothermstandorten im südlichen Teil der DDR. Mskr.
16. Reichhoff, L. (1972): Vegetations- und standortskundliche Untersuchungen an Xerothermrasen im NSG 'Leutratal' bei Jena. Diss. Halle Mskr.
17. Schubert, R. (1960): Die zwergstrauchreichen azidiphilen Pflanzengesellschaften Mitteldeutschlands. Pflanzensoziologie **11**, Jena.
18. Schubert, R. (1972): Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teiles der DDR, III Wälder, Hercynia N. F. 9, Leipzig.
19. Schubert, W. (1963): Die Sesleria-varia-reichen Pflanzengesellschaften in Mitteldeutschland. Feddes Repertorium Beih. 140, Berlin 71—199.
20. Soó, R. v. (1926): Die Entstehung der ungarischen Puszta, Ungarische Jahrbücher, Berlin 258 ff.
21. Soó, R. v. (1940): Die Vergangenheit und Gegenwart der pannonischen Flora und Vegetation. Nova Acta Leopoldina **36**, Halle 1—50.
22. Soó, R. v. (1943): Zur Geschichte der Landschaft und Pflanzenwelt Ungarns. Zeitschr. Ungarn, H. 7, Budapest 338—344.
23. Soó, R. v. (1964): Synopsis systematico-geobotanico florae vegetationisque Hungariae I, Budapest.
24. Stöcker, G. (1962): Vorarbeiten zu einer Vegetationsmonographie des Naturschutzgebietes Bodetal. T. 1. Wiss. Zeitschr. Univ. Halle, Math.-Nat. R. **11**, Halle 897—936.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1–4), pp. 329–334 (1973)

USE OF A CRITERION OF DYNAMIC PHYTOCOENOLOGY IN SOLVING CERTAIN BOTANICO-GEOGRAPHICAL PROBLEMS

By

V. SOCHAVA

GEOGRAPHICAL INSTITUTE ACAD. USSR, IRKUTSK

(Received: January 1, 1973)

Dynamic-Geobotanic (succession) studies on the taigas of the northern part of West Yakutia and on the Subtaigas of the Amur region. The author establishes similar laws for both the northern and southern taiga zones of Asia: "As far as 100 km from the northern forest boundary, phytocoenose are widely spread which are typical of the tundra — the open forests of *Larix dahurica* — as serial associations subordinate to the larch taiga. In the Amur basin, to the north of the zone of broad leaved forests in the subtaiga, the open dubravas* can be observed, representing serial communities subordinated to subtaiga climaxes — to associations of oak-larch and oak-pine forests. The climaxes of forest-tundra and forest-steppes transform in the taiga zone in the state of serial associations."

Introduction

The modern dynamic concept in phytocoenology originates, as is well known, from the works of COWLES and CLEMENTS. Contributions of the latter (CLEMENTS, 1936, 1948) are of particular significance. CLEMENTS has not given, however, a comprehensive global classification of vegetation based on his theory. He proposed a complete dynamic taxonomy of subdivisions of vegetation which attracted considerable attention. The dynamic interpretation of vegetation associations and taxa of the vegetative cover of other ranks has gained at present a wide acception but, unfortunately, it is not always employed in cases when the data accumulated in phytocoenology serve as a basis for botanico-geographical conclusions of regional significance. This question will hereunder be discussed in connection with the problem of the northern and southern boundaries of forest vegetation in Central Asia, and with respect to the interrelationships of taiga with tundra and steppes in this area.

Among the dynamic categories of vegetation proposed in literature at various times the following concepts are used:

1. Climax association as a specific stage of development of vegetation in a particular type of habitat.

2. Plesioclimax (the term proposed by H. GAUSSEN (GAUSSEN, LEGRIS, VIART, 1961), i. e., vegetation which will reoccupy the previously altered habi-

* This word is in Russian (but it is in this way in the original text), and it means oak forests.

tat in the subsequent 100—200 years, provided no external agents intervene, corresponds to R. Tüxen's concept (1957) of potential vegetation).

3. Serial vegetation representing successive and regressive rows of associations which replace each other.

4. Associations of serules forming rows of second order within the limits of serial associations.

A specific dynamic group is formed by derived associations, frequently corresponding to the concept of plesioclimax. Principles of classification of vegetation in terms of its dynamic state are presented by the author elsewhere (Sochava, 1972).

Observations in taiga in the north of West Yakuita

The Oleneksko-Viljuisk plateau at N. Lat 66° is found still in the northern taiga far from the polar boundary of forest. There, at altitudes of 200—300 m above sea level, the climax is represented by *Larix dahurica* Turcz. (= *L. gmelini* Rupr.), in some places accompanied by *Picea obovata* Ldb. There are developed several climax associations where edaphic conditions are favourable, particularly depending on the mountain rocks, below the soils (lower paleosoic dolomites, volcanic trapps, etc.). These forests are of strictly boreal (northern taiga) type with respect to composition of their vegetation. A broken tree stand (0.5—0.6) is typical of these, as well as a well-developed shrub layer *Alnaster fruticosus* (Rupr.) Ldb., *Betula middendorfii* Trautv. et Mey., *B. exilis* Sukaez., *Ledum palustre* L. and others. The moss cover comprises *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bsg., *Auclacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. and other species. In the sparse layer of shrubs and grasses the following can be found: *Vaccinium vitis-idaea* L., *Empetrum nigrum* L., *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Carex wiluica* Meinsh., *Valeriana capitata* L., and other species. On the whole, the plants characteristic of the climax are the typical northern boreal complex of the taiga type. Influenced by the eternal frost, the microdeformations of surface appearing in these forests result only in the re-arrangement of plants without introduction of anything really new in the species composition.

The surface of the Oleneksko-Viljuisk plateau is cut by numerous valleys. The slopes coming down in these valleys comprise, on the whole, a vast area. There one finds severe manifestations of water erosion, solifluction and of other — including thermokarst — deformations of surface. Dynamics of the substrata on the slopes favours diversity and an unbalanced state of vegetation. The latter is represented by the open forest (density (0.2—0.4) of *Larix dahurica* Turcz., in some areas accompanied by *Picea obovata* Ldb. This is an assembly of serial associations which quickly replace each other along the slope geomorphological processes.

In the broken cover of the open forests the lichens dominate (*Cladonia*, *Cetraria*, *Streocaulon* and other species). Among mosses one finds *Hylocomium alascanum* Kindb., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Orthothecium chryseum* Sch. et Gmb., and others. The composition of shrubs and grasses is very specific. Often the boreal-taiga species dominate: *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L., and others. In the cover of these open forests one finds plants mentioned above, along with the numerous arcto-alpine forms (*Dryas crenulata* Guz., *Thalictrum alpinum* L., *Carex melanocarpa* Cham., *Arctous alpina* (L.) Nied., *Tofieldia nutans* Willd., *Pinguicula alpina* L., and many others).

With the decrease in the slope processes the thin forests gradually give place to forests of the climax type.

In places where the renewal of substrata proceeds particularly fast (mainly as affected by the solifluction) abundant debris of mountain rocks can be observed on the surface of slopes, and among the open forests one can distinguish patches of naked soils. Around these *Dryas* and the above mentioned arcto-alpine grasses vigorously proliferate. Lichens dominate over mosses in these areas. Lover a rather limited area (sometimes less than 3—4 000 m^2), aggregations of tundra type plants are found (floristic composition of these see in SOCHAVA, 1957). Later the processes which stimulate the formation of the patches in question gradually decline and in these areas the joining of the moss-lichen cover can be observed, and the open forest is formed once again where in the arcto-alpine forms participate. The latter, however, are not united in aggregations but are sporadically dispersed in the cover.

Successions in the Amur subtaiga

The south-western part of the Amuro-Zeisk plateau at N. lat. 51—52° is situated in the subtaiga zone and the north-eastern portion of this same plateau in the altitudinal horizon of the southern taiga. The vegetation of this territory is described in detail by T. I. ISATCHENKO (1965). Anthropogenic influence in this region significantly complicates the dynamic interpretation of vegetative associations. As a climax, however, the larch forest with *Quercus mongolica* Fisch. or *Betula dahurica* Pall. become important on loamy soils. Pine forests with oaks constitute a climax on loamy sand substrata. In both cases, the shrub layer of *Rhododendron dahuricum* L. and *Lepedeza bicolor* Turcz. is typical. In more humid and cold soil stands the pure larch trees aquire climax importance while in thin sandy soil the pine forests.

Under the influence of the anthropogenic factor the conifers disappear from the tree stand, and later the long producing dubravas are formed which serve as a plesioclimax for numerous woodless areas. These dubravas do not form a dense tree layer and on steeper insolated slopes they are particularly sparse. Under these conditions, erosion processes are markedly pronounced.

The shrubs (*Lespedeza bicolor* Turcz. and *Rhododendron dahuricum* L.) do not form the overall and vario ussteppe grasses appearing in the grass layer: *Koeleria gracilis* Pers., *Cleistogenes sinensis* (Hance) Keng., *Artemisia gmelinii* Web., *Pilifolium sibiricum* (L.) Kitam. and many others. On the whole, the sparse dubravas on the eroded slopes develop well-pronounced rows of serial associations which terminate in the plesioclimax of shrub dubravas with *Rhododendron dahuricum* L. and *Lespedeza bicolor* Turcz. Their structure, rhythm, and productivity have been studied in detail by V. V. LIPATOVA (1969). Her investigations demonstrated (see also SOCHAVA and LIPATOVA, 1960) that on the more eroded slope regions, where the tree stand is particularly sparse, the cover is featured by a particularly diverse complex of steppe grasses. In places, sometimes as big as 1—2 hectares, trees are absent and vegetation is represented by coenoses of xerophyte grasses typical of the association in the steppe zone. The permanent components of such communities are *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam., *Carex sutschanensis* Kom., *Festuca lenensis* Drob., *Scutellaria baicalensis* Georgi, *Artemisia gmelinii* Web., and in more xerophytous places *Stipa baicalensis* Roshev., *Artemisia macilenta* Max., and others.

A total of some 100 species of xerophytous and mesophytous ecology has been registered in such open grass aggregations. These are typical of the steppe communities of Manchuria, and they can be observed also in the serial associations of dubravas in the upper regions of the river Amur. With the decline of erosion processes shrubs appear in the woodless areas followed by mesophytous grasses and oaks. The steppoid aggregation in the process of these changes is taken up by a sparse dubrava which in its turn is gradually transformed into an oak-pine plesioclimax.

Discussion and conclusions

In the north and south of the taiga zone of Asia, similar regularities are observed.

1. As far as 100 km from the northern forest boundary, phytocoenoses are widely spread which are typical of the tundra — the open forests of *Larix dahurica* — as serial associations subordinate to the larch taiga.

2. In the Amur basin, to the north of the zone of broad-leaved forests in the subtaiga, the open dubravas can be observed, representing serial communities subordinate to subtaiga climaxes — associations of oak-larch and oak-pine forests.

Consequently, the climaxes of forest-tundra and forest-steppes in the cases mentioned transform in the taiga zone in the state of serial associations.

A detailed investigation of serial larch open forests proves that within their limits successions of second order are revealed as fragments of tundra

vegetation which replace each other. Rows of these replacements appear when the naked soil becomes covered with vegetation and result is serial associations of open forests. Despite the floristic similarities, these microserial groupings (serules) should be better called tundroid, but not tundra (SOCHAVA, 1957). They form succession and retrogression rows, originating from serial larch open forests and returning to them.

Similar dynamic manifestations are observed in the southern boundaries of taiga in the subtaiga where, among the serial dubravas and open oak forests, serules appear (series of the second order) consisting of xerothermous grass groupings. These should be named steppoids and differentiated from the steppes proper and should be considered as transient changing state of the grass layer of serial associations of xeromesophylous open oak forests.

The interesting problem of florogenesis is not dicussed in this paper. We note, however, that the localization of tundra plants in the north of the taiga, and of steppe-plants in the subtaiga is partially due to the previous history of the Central Siberia flora in the Holocene and the Pleistocene. During these periods, the tundra and taiga floras developed paragenetically. As for the steppe plants in the south of the taiga, their distribution to a high degree is determined by modern migrations. Activity of man, especially in the last score of years, contributes to a great extent to these migrations. A certain part of these is, however, autochthonous.

As early as 1915, I. K. PACHOSKY called a vegetation which exceeded the limits of a zone for which it was specific an extrazonal vegetation. The examples given above serve to demonstrate that in Central Siberia the extrazonal vegetation is the serial associations which develop on rapidly transforming substrata and under conditions of the taiga zone. These associations do not acquire the significance of a climax. They reach a state of a concluding association in the physico-geographical environment of a forest-tundra (thin forest) and of a forest-steppe (dubrava).

All the above presented substantiate our proposition for correcting the statement of the concept of forest-steppe as a natural geosystem, within limits of which the steppe and forest-steppe phytocoenoses may arise spontaneously as climaxes. This process depends upon local ecological conditions (polyclimax of a forest-steppe).

Climax communities of northern open forests are typical of a forest-tundra. They combine in some areas with stable coenoses of the tundra type (polyclimax of a forest-tundra). This point can serve for development of a definition of a forest-tundra.

The presence of steppoids and tundroids as serules in the forest zone does not provide grounds for considering the corresponding regions as forest-steppes or forest-tundra. These vegetation communities are typical only of the local ecological conditions of transient importance in a corresponding taiga region

as well as dynamic tendencies of the forest vegetation characteristic of this region.

REFERENCES

1. Buks, I. I. (1966): Open woodlands of larch in the north of the Lena-Olenyok watershed. Bull. Moscow Society of naturalists. Ser. Biol. **71**, 4, 71—82 (Russ.).
2. Clements, F. (1936): Nature and structure of the climax. Journ. ecol. **24**, 1. 252—284.
3. Clements, F. (1948): Dynamics of Vegetation. New York. 296 pp.
4. Gaussen, H.—Legris, P. and Viart, M. (1961): Notice de la feuille Cap Comarin (Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques à 1 : 1 000 000) Pondichéry.
5. Isatchenko, T. I. (1965): Vegetation of the Amur-Zeya interbasin area. Siberian geographical magazine. **4**, 84—151 (Russ.).
6. Lipatova, V. V. (1969): Vegetation of the association in the subzone of broadleaf-coniferous forests. The Amur taiga. Leningrad, "Nauka". 53—89. (Russ.).
7. Lukitcheva, A. N. (1963): Vegetation of the north-west of Yakutia and its relation to the geological structure of the area. Moscow—Leningrad. The USSR Academy of Sciences Publishing House 1—167 (Russ).
8. Pachosky, I. K. (1915): Description of vegetation in the Kherson district. I. Forests. Kherson. 203 pp. (Russ).
9. Sochava, V. B. (1957): Taiga in the north east of the Central-Siberian plateau. Bot. Zhurnal **42**, 9, 1408—1415 (Russ.).
10. Sochava, V. B. (1972): Classification of vegetation as a hierarchy of dynamic systems. Geobotanical mapping. Leningrad, "Nauka" 3—18 (Russ.).
11. Sochava, V. B. and Lipatova, V. V. (1960): Groupings of steppe plants in the Amur subtaiga area. Transact. of the Moscow Society naturalists **3**, 263—276 (Russ.).
12. Tüxen, R. (1957): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. Berlin. Deutsch. Landeskunde **19**, 2, 200—246.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 335—341 (1973)

BAILLON AND HIS "DICTIONNAIRE DE BOTANIQUE"

By

F. A. STAFLEU

UNIVERSITY OF UTRECHT, NETHERLANDS

(Received: January 1, 1973)

A brief biographical sketch of the nineteenth century Paris plant taxonomist HENRI BAILLON (1827—1895) is followed by a discussion of his Dictionnaire de Botanique, its place in late nineteenth century botany and its relevance to today's systematics. An analysis is provided of the way the book was published by listing the precise dates and contents of the 34 instalments in which it was published.

The nineteenth century French taxonomist HENRI BAILLON was one of the most prolific botanical authors of his period. No complete bibliography of his writings has ever been published. It may be assumed that BAILLON's own list of 1866 is complete until that date; during the last thirty years of his life, however, his output was such that his collected writings by themselves constituted a small library.

The absence of a complete bibliography of an author who was undoubtedly the most significant and erudite French botanist of the second half of the nineteenth century is indicative of a certain degree of neglect by his contemporaries and his immediate successors in botany; a neglect which is also evident from the fact that no significant biography, even of modest size, was published until 1962. BAILLON's botanical genius was widely recognized; he had many admirers, quite a few pupils, but evidently relatively few good friends. On the local scene, his sometimes very sharp criticism of the mediocrity of some of his colleagues did him no good and placed him 'hors concours' with respect to local social honours. Most conspicuous in this respect was the refusal of the Paris scientific Establishment to elect him as a member of the Académie des Sciences. Even so, one might have thought that after his death such susceptibilities would have disappeared.

One of BAILLON's pupils, E. E. A. TISON, published an extensive review of BAILLON's scientific ideas in 1898, but apart from this sympathetic evaluation very little of substance appeared. GAGNEPAIN, in 1951, listed BAILLON quite appropriately among the botanistes méconnus, pointing out the discrepancy between a literary output of dozens of sizeable books, among them the 13 volumes of the Histoire des plantes and the four volumes of the Dictionnaire botanique, and the lack of appreciation by his countrymen of this botanical phenomenon. The main reason given by GAGNEPAIN for this state of affairs

was "parce qu'il (i. e. BAILLON) avait de l'esprit et surtout de l'esprit pointu." Full recognition of BAILLON came in 1962 when LEANDRI published an evaluation of BAILLON's work which quite appropriately stressed Baillon's exceptional greatness as a botanist.

I should like to take this opportunity, as I pay my respects to another great erudite and encyclopaedic botanist, R. Soó, to draw attention to one of BAILLON's most significant publications, his Dictionnaire de Botanique. This dictionary contains a wealth of information, much of which is still of importance today. BAILLON had a habit of describing new taxa and coining new names and combinations in a very unobtrusive way all through his writings. His Dictionnaire is no exception in this respect: it presented the user with no information on the contents and dates of the 34 instalments in which it appeared. First, however, a few words on Baillon's life and personality.

HENRI BAILLON[1] was born at Calais on 29 November 1827 and received his education at the Lycée de Versailles and at the faculty of medicine at Paris. BAILLON was greatly influenced by J. B. PAYER, professor of botany at the Faculté des Sciences, the author of the highly original and even now often overlooked Traité d'organogénie comparée de la fleur (1854—1857). PAYER was the editor of some of MICHEL ADANSON's posthumous publications and he certainly managed to imbue his brilliant pupil BAILLON with a deep respect for the theoretical and practical taxonomic achievements of his great predecessor. The line ADANSON — PAYER — BAILLON is very clear; in many of his writings BAILLON emphasized the importance of ADANSON's ideas and methods. His own comprehensive, overall approach, based on as objective an appraisal as possible of all morphological characteristics for taxonomy, is typically ADANSON*ian*.

In 1863 BAILLON was appointed successor to MOQUIN-TANDON as professor of "medical natural history" (actually: "botany") at the Paris medical school, the Faculté de Médecine, a position which he held until his death. For some time BAILLON combined this professorship with an appointment to the chair of hygiene and applied natural history at the École centrale des arts et manufactures. Even though he had many teaching duties, Baillon succeeded in constantly pursuing fundamental systematic-botanical research. His small botanical garden of the faculty of medicine, 12 Rue Cuvier, was close to the Musée d'Histoire naturelle, which contained in its herbarium the collections on which much of his work was based.

Recognition from abroad was plentiful. The Linnean Society of London elected BAILLON as one of its Foreign Members as early as 1875; The Royal Society, somewhat slower, give him the same distinction in 1894; other honors

1 BAILLON's full given name was ERNEST-HENRI, but he never used the name ERNEST or even the initial E.

were foreign memberships in the Imperial Academy of Sciences in St. Petersburg, the Royal Society of Sciences at Uppsala and the Torrey Botanical Club. He was invited to participate in the writing of the two great international co-operative taxonomic enterprises of his time, the Flora brasiliensis and DE CANDOLLE's Prodromus. In France he received the Légion d'Honneur and was a long-time president of the Société Linnéenne de Paris. The basic difficulty with respect to his possible admission as a member of the Académie des Sciences was undoubtedly his rather caustic way of criticizing the publications of his colleagues. Particularly illustrative in this respect was his series of' Centuries of mistakes made by DECAISNE,' the Errorum Decaisneorum graviorum vel minus cognitorum of 1879—1880. Not less than seven centuries of often devastating items of criticism of DECAISNE's indeed rather mediocre work came out in less than two years under the motto "Materiae tanta abundat copia labori faber ut desit, non fabro labor." Obviously such treatment did not endear BAILLON to his immediate colleagues. In 1874 and again in 1876 he tried to obtain a nomination to the Académie, but he had no illusions. He wrote to ALPHONSE DE CANDOLLE on 16 March 1874 (letter at the Conservatoire botanique de Genève): "A vrai dire je ne crois pas qu'un seul des membres de la section ait le moindre désir de me voir entrer dans l'Académie." He wanted to make an effort but deeply regretted the tremendous loss of time involved in paying all the required courtesy visits and complained that he had really no time to lose if he wanted to finish his Histoire des Plantes. In this he was prophetic, because this greatest of all his works remained indeed unfinished. When BAILLON died, on 18 July 1895,[1] he left behind several notes for the fourteenth volume (*Musacceae*, *Zingiberaceae* and *Orchidaceae*) which would have concluded the work. The notes, however, were too incomplete to enable his friends to publish this fourteenth volume posthumously.

Death came quite unexpected on 18 July 1895. BAILLON had worked all day and even received a visit from ALFRED GRANDIDIER with whom he discussed his contribution to the Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar. However, during this visit BAILLON became or was already visibly ill; he died a few hours later, while taking a bath, possibly of a cerebral congestion.

Few obituary notices were published. The Paris journal Le Figaro, in its issue for 20 July 1875, published a sympathetic note by HORACE BIANCHON, who described BAILLON as "triste, volontiers solitaire, un peu aigri sans doute par des chagrins qui n'avaient rien à faire avec sa profession . .." and who recalled BAILLON's severity in examining his pupils at the medical school. BAILLON's often somewhat quaint behaviour also shows from BIANCHON's story that BAILLON had a weak spot for those students who actually lived

[1] This date is given by most sources. However, J. BOYER (1948) cites 19 July as the date of death.

full time at the hospitals; he would let them through provided they did not answer his questions. Another friend of BAILLON, the explorer of Eastern Asia, A. FRANCHET, wrote to W. B. HARDY (1896) that behind the somewhat uncouth exterior "se cachait un coeur sensible à l'excès. Il est un bon nombre des ses élèves pauvres qui savent de quelles délicatesses il savait entourer une aumône" and "Quoiqu'il en soit, c'était un grand botaniste . . ."

The Dictionnaire de botanique was published between 1876 and 1892 concurrently with the Histoire des plantes. The dictionary brings out BAILLON's erudition and industry. It is full of information which is difficult to find elsewhere. The entries are of three kinds: names of taxa, botanical terms and names of botanists. The brief descriptions of the taxa and the synonymy evidently link up with the Histoire; the terms are defined with great clarity and the biographies of botanists sometimes contain interesting original information even though others are relatively incomplete.

The Dictionnaire was a team effort: BAILLON had obtained the collaboration of quite a few colleagues, French as well as foreign, for the elaboration of specific entries. The names of these collaborators and the abbreviations by which they are identified in the text are given in the volumes. Several of the French botanists were BAILLON's pupils at the Faculté de médecine; among the foreign collaborators we encounter the names of P. F. A. ASCHERSON, the German authority on the Central European flora, WILLIAM NYLANDER, the Finnish cryptogamist who had chosen France as his country of preference and H. A. WEDDELL, a British botanist who had done the same.

BAILLON's preface to the Dictionnaire throws a clear light on his approach to botany, especially taxonomy, but it also reveals him to be a perceptive historian of science. His dictionary is not a simple compilation or enumeration, but a concise evaluation and presentation of botanical knowledge through the greatest possible number of key-words. This aim, to include as many entries as possible, stems from the conviction that a dictionary is primarily consulted to obtain information on less well-known terms or subjects.

BAILLON's review of the historical development of botanical ideas, concepts and methods has been treated in some detail by LEANDRI (1962), and I therefore limit myself to one or two characteristic quotations to highlight its general interest. BAILLON clearly presents a French line of achievement: TOURNEFORT, ADANSON, the JUSSIEUS, LAMARCK, up to A. P. DE CANDOLLE, of whom he states that he might be considered to have obtained his taxonomic schooling at the Paris Musée. A few non French authors are mentioned: LINNAEUS, rather briefly, ROBERT BROWN and STEPHAN ENDLICHER. It should be realized, however, that BAILLON did not aim at a general review but explicitly restricted his story to France. He is scrupulously fair with respect to the relative merits of ADANSON and the JUSSIEUS, and states in particular about the former: "Plus je relis son oeuvre, et notamment la première

DICTIONNAIRE

DE BOTANIQUE

PAR

M. H. BAILLON

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. J. DE SEYNES, J. DE LANESSAN, E. MUSSAT, W. NYLANDER
E. TISON, E. FOURNIER, J. POISSON, L. SOUBEIRAN, H. BOCQUILLON, G. DUTAILLY
A. BUREAU, H.-A. WEDDEL, ETC., ETC.

DESSINS DE A. FAGUET

PREMIER FASCICULE

Prix : 5 Francs

PARIS

LIBRAIRIE HACHETTE ET Cie

79, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 79

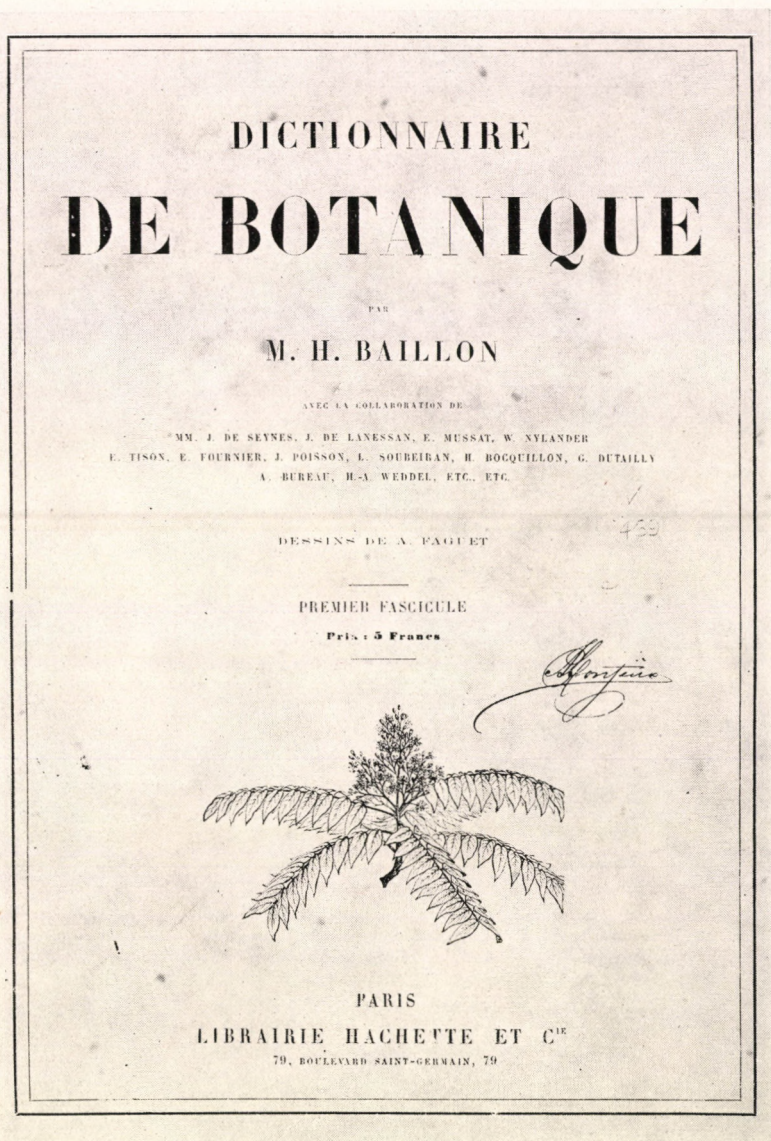



Fig. 1. **Original cover of the first fascicle of BAILLON's Dictionnaire de botanique. The vignette is the text illustration of *Ailanthus glandulosa* (p. 79)**

partie de ses Familles des plantes, plus je considère ADANSON comme le plus grand des botanistes de notre pays, comparable au gigantesque Baobab qu'il a étudié avec prédilection, qui a reçu son nom et qui est le colosse des végétaux."

BAILLON's remarks on LAMARCK are very interesting. He admits that he does know yet what will be the fate of the Darwinian theories, but in his

Table 1

vol.	fasc.	contents	pages	date
1	1	A —AILE	1—80	Aug 1876
(1876)	2	AILE—ANAC	81—160	Sep—Dec 1876
	3	ANAC—APOT	161—240	Jan—Oct 1877
	4	APOT—AUTO	241—320	Jan—Oct 1877
	5	AUTO—BENI	321—400	Jan—Oct 1877
	6	BENJ—BOUZ	401—480	Oct—Nov 1877
	7	BOUZ—CALI	481—560	26 Jan 1878
	8	CALI—CARU	561—640	25 Mai 1878
	9	CARV—CHAIAN	641—720	Jun—Jul 1878
	10	CHAIAR—CHIZO	721—788	9 Nov 1878
2	11	CHLA—CIST	1—80	Jun—Jul 1879
(1886)	12	CIST—COMI	81—160	Mai—Jun 1880
	13	COMI—COSSI	161—240	Feb—Mar 1881
	14	COSSI—CYCLO	241—320	Dec 1881
	15	CYCLO—DICH	321—400	Feb—Mai 1883
	16	DICH—DUAB	401—480	Apr—Mai 1884
	17	DUAL—EUBI	481—560	Sep—[?] 1885
	18	EUBI—FRAN	561—640	Sep 1885
	19	FRAN—GONA	641—720	Mai—Jun 1886
	20	GONA—GYTO	721—776	Jul—Aug 1886
3	21	HAAG—HYPE	1—104	Jul—Nov 1887
(1891)	22	HYPE—KYRT	105—184	Oct—Nov 1887
	23	LAAM—LISE	185—264	Apr—Mai 1889
	24	LISE—MERI	265—344	Mai—Jun 1889
	25	MERI—NEPE	345—424	Feb—Mar 1890
	26	NEPE—PAND	425—504	Jun—Jul 1890
	27	PAND—PHYT	505—584	Feb—Mar 1891
	28	PHYT—PUPA	585—664	Jun—Jul 1891
	29	PUPA—RYZIC	665—756	Aug—Sep 1891
4	30	SAAD—SENR	1—64	Sep—Nov 1891
(1892)	31	SENR—SZOV	65—144	Oct—Nov 1891
	32	TAAG—TRIX	145—224	Oct—Nov 1891
	33	TRIX—ZONA	225—304	Nov—Dec 1891
	34	ZONA—ZYZ, suppl.	305—340	Jan—Feb 1892

opinion the figure of LAMARCK looms high behind that of the British biologist. As a descriptive botanist LAMARCK is said to have been of exceptional importance because of his treatment of botany in the Encyclopédie méthodique and

important species plantarum before DE CANDOLLE. It is incomprehensible to BAILLON that the memory of this eminent botanist should meet with such neglect. In his final paragraph BAILLON stresses the importance of systematic botany and notes, undoubtedly implicitly referring to himself as well: " . . . by a strange fate the true botanists, in this sad age and troubled country, are either poor, as was ADANSON, or robbed of their rights, as was TOURNEFORT,[1] or slandered, as was LAMARCK. They do not always become discouraged, but seek refuge in their work, which is for them a duty, an honor, a consolation and above all a hope . . ." (translation mine).

The Dictionnaire came out in 34 instalments. The copy at the Botany Library of the Smithsonian Institution still has the original covers (see fig. 1). With this copy and with information from a number of other contemporary sources (reviews, notices in Naturae novitates, dates on covers) it is possible now to give the precise contents of the parts and their approximate dates of publication. It should be noted that the covers were not always produced immediately before publication; some were apparently printed well in advance and sometimes carry incorrect indications of contents while others were printed after publication, as is clear from the printer's marks. There may have been different issues of covers, but I have seen nothing to prove this possibility.

The 32 lithographs by AUGUSTE FAGUET, who also did the numerous text illustrations, came out one at a time with each fascicle. Two fascicles contained no plate.

Publication took place as indicated in Table 1.

REFERENCES

1. BAILLON, H. (1866): Notice sur les travaux scientifiques. 90 pp. (n. v., fide Urban 1906).
2. BIANCHON, H. (1895): Mort du Professeur Baillon. Le Figaro, Samedi 20 juillet 1895.
3. BOYER, J. (1948): Baillon (Ernest-Henri). Dict. Biogr. Franç. **4,** 1313—1314.
4. DUTAILLY, G. (1896): Baillon. Bull. Mens. Soc. Linn. Paris **2,** 1209—1211.
5. GAGNEPAIN, F. (1951): Quelques botanistes méconnus. Bull. Soc. bot. France **98,** 267—270.
6. HARDY, W. B. (1896): Henri Ernest Baillon. Proc. Roy. Soc. **59,** lxvii—lxvlll.
7. LEANDRI, J. (1962): Un grand systématicien français émule d'Adanson: Ernest-Henri Baillon 1827—1895. Adansonia **2,** 3—15.
8. STAFLEU, F. A. (1967): Taxonomic literature, p. 12—13.
9. TISON, E. E. A. (1898): L'oeuvre scientifique de H. Baillon. Rev. Scient. ser. 4. **9,** 613—622.
10. URBAN, I. (1906): Baillon, Henricus Ernestus (1827—1895). Flora Brasiliensis **1**(1), 155.
11. Unpublished sources:
    Letters by BAILLON to A. DE CANDOLLE and E. BOISSIER, 1869—1892, at Conservatoire Botanique de Genève.

[1] BAILLON refers to his opinion that TOURNEFORT should be considered the real founder of the generic concept and of a consistent natural systematics, rather than Linnaeus, whose glory tended to overshadow that of his French predecessor.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 343—357 (1973)

NEUERES ZUR HERKUNFT UND TAXONOMIE DER QUERCUS THRACICA STEF. ET NED.

B. STEFANOFF

INSTITUT FÜR FORTSWISSENSCHAFTEN — SOFIA

(Eingegangen am 1. Januar 1973)

In 1955, a single exemplar of an oak species was found in the Eastern Rhodope Mountains, described under the name *Quercus thracica* Stef. et Ned. This species was taxonomically assigned to the the *Cerris* group, but morphologically and biologically it differs in several features from the Turkey oak and the other related species. After our publication, some hardly substantiated founded statements were made on the systematic relation and origin of this species, which gave us the stimulus to further research. These investigations were based on observations in young plants, obtained in greater numbers from acorns capable of germinations at a high percentage, the acorn of this unique tree was regularly gathered and planted yearly. The observations are given in the present study and allow the assertion that the plant represents a retro mutation of the Turkey oak and that it took a trend toward some Upper Tertiary evergreen oaks belonging in the same group. We are of the opinion that in this case the mutation tends rather toward the fossile species *Quercus drymeja* Unger.

Im Jahre 1955 fand Prof. SIMEON NEDJALKOV in der Nähe des Dorfes Sarnak, Kreis Kroumovgrad in den östlichen Rhodopen ein einziges Exemplar einer Eichenart, die ihrer Merkmalen nach den Arten der Gruppe *Cerris* Loud. systematisch nahe stand, die sich aber von den bekannten Arten dieser Gruppe gründlich unterschied und deshalb als selbständige taxonomische Einheit von uns abgesondert wurde. In drei aufeinanderfolgenden Mitteilungen wurde diese Art beschrieben uzw. in Begleitung einiger Meinungen über den systematischen Stand dieser einzigartigen Pflanze, in denen wir die Vermutung über ihre Herkunft als eine rezessive Mutation der Zerreiche annahmen.[1]

Die Gesamtheit der systematischen Merkmale, die die Pflanze charakterisieren, weist auf eine sehr nahe Verwandschaft mit der Zerreiche, insbesondere mit einer ihrer Populationen hin uzw. verbunden mit den für *O. thracica* Stef. et. Ned. standortmässigen Wuchsbedingungen und mit der Höhenlage des Aufkommens (gegen 550 m. ü. d. M.) sowie mit einer an dieser Stelle heute fast vernichteten Waldvegetation aus Laubarten, die auf der Balkanhalbinsel ausserhalb des Mittelmeergebietes verbreitet sind.

[1] B. STEFANOFF—S. NEDJALKOV (1956): Quercus thracica nov. spec.-arbor memorabilis. Mitteilungen des Bot. Institutes bei der Bulg. Akademie der Wissenschaften H. V, S. 39—53; B. STEFANOFF—S. NEDJALKOV (1961): Quercus thracica Stef. et Ned. und das Problem der Formbildung in der Natur, Sammelband von Artikeln anlässlich des 70. Geburtstages des Akad. T. PAVLOV. Sofia S. 389—394 (Sonderausgabe); B. STEFANOFF (1968): Einige Wörter über die Eichenart Quercus thracica Stef. et Ned., Gorskostop. nauka B.V.N° 4, S. 65—69.

Die Frage über die Herkunft der *Quercus thracica* Stef. et Ned. kann in Übereinstimmung mit unserer Vermutung als eine rezessive Mutation in der lokal vertretenen Zerreichenpopulation als entgültig gelöst betrachtet werden, wenn diese Tatsache auf eine unbestreitbare und einwandfreie Weise festgestellt wird. Das Aufkommen dieser Art ist nur eine Erwägung zur Unterstützung dieser Stellungnahme. Nach einer anderen Vermutung über die Herkunft dieser Art wird *Q. thracica* Stef. et Ned. als das Ergebnis einer Hybridisation angesehen, eine Hypothese die bei einigen Autoren Unterstützung findet, ohne dass sie die nötigen Beweise für die hybride Herkunft vorgelegt hätten. Gleichzeitig wird die Frage gestellt, welche Arten man ausser der Zerreiche in diesem Falle in Erwägung ziehen könnte. Es können nur Eichenarten der Sektion *Cerris* Loud. in Frage kommen, wie sie REHDER[1] vorbringt: *Q. castaneaefolia* C. A. Mey. *Q. libani* Oliv,. *Q. trojana* Webb., *Q. macedonica* A. DC., *Q. macrolepis* Kotschy, *Q. aegilops* Lam. und *Q. cerris* L. Die letzte Art ist unbestreitbar eine der Elternpflanzen. Zu dieser Gruppe gehört aber auch *Q. Coccifera* L., die von REHDER, unseres Erachtens nicht am richtigen Platz, in der nächsten Sektion *Suber* Lous. angeführt wird.

Ähnlich der Zerreiche unterscheiden sich *Q. castaneaefolia* C. A. Mey, *Q. macrolepis* Ky. und teilweise *Q. libani* Oliv. durch ihre grossen Blättern (durchschnittlich länger als 5 cm) von der *Q. thracica* Stef. et Ned., die durch kleinere Blätter (bis 5 cm lang) gekennzeichnet ist und in diesem Merkmal der *Q. trojana* Webb. und *Q. coccifera* L. ähnelt. Mit Ausnahme der letzten Art, die wintergrüne sklerophyle Blätter besitzt, fallen die Blätter der anderen Arten im Winter ab. Die geographische Verbreitung der angezeigten Arten, die als Schlüsselhinweisung des systematischen Verhältnisses von *Q. thracica* Stef. et Ned. zu ihnen dienen könnte, ist im allgemeinen folgende: *Q. castaneaefolia* C A. Mey ist geographisch ganz lokal im südöstlichen Kaukasus (Talisch) und in nördlichen Iran vertreten; *Q. libani* Oliv. ist in den südlichen Teilen Kleinasiens, in Syrien, im Irak und in Iran, *Q. macrolepis* Ky. in Südalbanien und Griechenland, in Thrazien am Ägäischen Meer und in Kleinasien verbreitet; *Q. trojana* Webb. findet sich in Westmazedonien (im Osten bis zum Fluss Vardar), in Albanien, in den südwestlichen Teilen Jugoslawiens und vereinzelt in der Umgebung der Stadt Bari in Südostitalien. *Q. coccifera* L. kommt als Vertreter des immergrünen Mittelmeerstreifens und überschreitet im Norden in den östlichen Rhodopen die Staatsgrenze zwischen Bulgarien und Griechenland nicht. Geographisch kann also keine der angegebenen Arten als Ausgangsform der Art *Q. thracica* Stef. et Ned. für ihre hybride Herkunft angenommen werden, mit Ausnahme der Zerreiche, die sich, wie schon

[1] REHDER, A. (1960): Manual of cultiv ated trees and shrubs 2 Ed. New York p. 161—162.

erwähnt, am Befundort als strauchartiger Ausschlagsbaum vorfindet. Die erwähnten 6 Arten werden nach der Blättergrösse und nach dem Blattaderbild gruppiert. *Q. castaneaefolia* C. A. Mey und *Q. trojana* Webb. sind durch kastanienartiges Blattaderbild gekennzeichnet. Seitlich von der Zentralader befinden sich Hauptseitenadern, die unverzweigt in je einer Blattzacke enden. Die Zwischenadern (interkalare Adern), die an den Rändern der Blattfläche enden, sind zumeist verzweigt und entwickeln sich nicht. Diese Adern finden sich aber immer in den gut entwickelten Blättern der anderen vier Arten. Als Typ dieses Blattaderbildes kann das Zerreichenblatt dienen. Ein ähnliches Bild zeigen die Blätter der *Q. thracica* Stef. et Ned. Nach diesem Merkmal ähnelt die letzte Art den Eichenarten *Q. cerris* L. und *Q. coccifera* L., und dieser Umstand kann uns zu der Annahme der Hybridenherkunft der *Q. thracica* Stef. et Ned. als Kreuzung von *Q. coccifera* L. mit *Q. cerris* L. führen. Eine Vermutung in diesem Sinne ist aber schwer zu begründen, weil *Q. coccifera* L. nicht in der Nähe von *Q. thracica* Stef. et Ned. zu finden ist. Das nächste Vorkommen der Art *Q. coccifera* L. in Thrazien am Ägäischen Meer liegt südlich der Staatsgrenze zwischen Griechenland und Bulgarien, d. h. in einer Entfernung von mindestens 40—50 km vom Befundort der *Q. thracica* Stef. et Ned. Unter solchen Umständen kann eine Bestäubung aus dieser Richtung nicht erfolgen, und es bleibt die Vermutung, dass zu ihr nur *Q. coccifera* L. oder die Zerreiche beigetragen haben. Die Hybrideicheln könnten von Vögeln übertragen werden sein und eine dieser Eicheln könnte den Befundort erreicht und dort gekeimt haben. Es besteht auch die Möglichkeit die Herkunft dieser Art als eine rückwärtige Mutation der obertertiären immergrünen oder halbwintergrünen Eichenarten zu vermuten, die man als Ausgangsformen der heutigen laubabwerfenden Eichen betrachtet.

Da die Richtigkeit bald der einen, bald der anderen dieser beiden einander entgegengesetzten Meinungen bestritten und die eine von ihnen nicht nur als Vermutung, sondern auch als konkrete Tatsache angenommen wurde, sahen wir uns zu weiteren Untersuchungen der Art *Q. thracica* Stef. et Ned. veranlasst u.zw. hauptsächlich durch Erhaltung des Vermehrungsgutes und der Nachkommenschaft des einzigen Baumes, was von uns im Jahre 1956 beschrieben wurde. Die reifen Eicheln wurden von 1959 bis 1971 alljährlich gesammelt. Keimfähig waren aber nur jene, die vom Käfer *Balaninus* nicht beschädigt waren. Die Eicheln der Art *Q. thracica* Stef. et Ned. werden ähnlich wie jene der obenwähnten Eichenarten der Sektion *Cerris*, einschliesslich jener der Art *Q. coccifera* L., im zweiten Jahr Anfang Oktober reif. Sie keimen aufeinanderfolgend und ergeben Keimlinge von Mitte November bis Ende Februar.

Das einzige Exemplar von *Q. thracica* Stef. et Ned. hat eine alljährliche Samenproduktion, und diese Tatsache gibt uns die Möglichkeit, die biologischen Besonderheiten und die Taxonomie an dem Aufwuchs im Laufe einiger Nach-

kommenschaften zu verfolgen. Die Ergebnisse bezüglich der Zahl der gesund und lebenskräftig aufgewachsenen Pflanzen sind in der folgenden Tabelle zusammengefasst.

Jahresangaben über die Zahl der Q. thracica Stef. et Ned.-Pflanzen von den in der Periode 1959—71 gesammelten Eicheln

Sammeljahr und Aussaat der Eicheln	1959	1961	1965	1966	1967	1969	1970	1971	Total
Zahl der aufgelaufenen Eicheln	1	1	3	14	10	17	125	1	172
Pflanzen mit Merkmalen vom *Q. thracica* Stef. et Ned.-Typ	1	—	2	12	4	12	101	1	133
Pflanzen mit Übergangsmerkmalen *Q. thracica*–*Q. cerris* L.	—	—	1	2	1	—	16	—	20
Pflanzen mit Merkmalen vom *Q. cerris* L.-Typ	—	1	—	—	5	5	8	—	19

Von den rund 500 aufgesammelten gesunden Eicheln 172 keimten und entwickelten 1971 junge und gesunde Pflanzen. Von der Aussaat von 352 Eicheln im Jahre 1970 erhielten wir 125 Jungpflanzen. Die anderen 227 Eicheln keimten wegen mangelnder Keimfähigkeit oder wegen Beschädigung durch den *Balaninus* nicht.

Bei der Selbstbestäubung wurden einige interessante Anomalien beobachtet: 1. Aufgehen und Entwicklung der Hauptwurzel mit einer verkümmerten Vegetationsspitze, was das Unterbleiben der Entwicklung des Stieles zur Folge hatte. 2. Aufgehen des Stieles aber ohne Wurzel, was zum Absterben des Keimlings führte. Bei den meisten der aufgegangenen Pflanzen entwickelte sich der oberirdische Stammteil einstämmig, in einigen Fällen wurde aber auch Vielstämmigkeit (bis zu 10 Stämmen) beobachtet.

Die Vielstämmigkeit, als charakteristische Besonderheit bei vielen der aufgegangenen Pflanzen, hielt sich auch weiter, indem sich neben dem Hauptstamm zusätzlich einige kürzere Stämme entwickelten. Statt der einstämmigen entwickelten sich mehrstämmige Pflanzen. Das Auftauchen der beobachteten Anomalien bei der Eichelkeimung lässt sich am wahrscheinlichsten auf Gründe biologischer Natur zurückführen, die als Ergebnis der Selbstbestäubung zum Vorschein kamen. Eine gewisse Zahl junger Pflanzen starben nach der Verpflanzung wegen stärkerer Abnahme der Lebensfähigkeit und schwachen Wachstums, wieder als Ergebnis Selbstbestäubung.

Aus den in der Tabelle gezeigten Ziffern ist zu ersehen, dass der grösste Prozentsatz der Jungpflanzen ihren Merkmalen nach der Elternpflanzen ähnelt. Weit weniger an der Zahl waren die Pflanzen die ihren morphologischen Merkmale nach eine unbestreitbare Ähnlichkeit mit der Zerreiche aufweisen; eine gewisse Pflanzenzahl der Population könnten wir als Übergangsarten zwischen *Q. thracica* Stef. et Ned und *Q. cerris* L. bezeichnen. Der prozentuale Anteil dieser drei Pflanzengruppen ist am besten aus den im Jahre 1970 zur Keimung angelegten Eicheln zu ersehen. Von den 125 aufgelaufenen Eicheln

wurden nur 19 Pflanzen (15%) mit *Q. cerris* L.-Merkmalen abgesondert. Obwohl die Vielfältigkeit in Richtung eines starken Vorherrschens der Merkmale von *Q. thracica* Stef. et Ned.-Typ weist, kann man aufgrund der angegebenen Abänderung den Schluss ziehen, dass es sich auch um die Übergabe von Merkmalen der anderen Ausgangselternpflanze (der Zerreiche) handelt, wenn die Artenherkunft den Hybridenweg gegangen ist. Welche ist nun aber die andere Ausgangsform, die mit ihren Mekmalen in 80% der Nachkommenschaft vertreten is? Diese Tatsache orientiert uns wirklich nach der *Q. coccifera* L. Es ist schwer bei den Elternindividuen die Mutterpflanze von der Vaterpflanze zu unterscheiden.

In den beigelegten 6 Abbildungen sind einige Abweichungen in der Blattform dargestellt. Abb. 1 zeigt Blätter vom Originalbaum. Die zweite Abbildung beinhaltet Blätter jener beiden Pflanzen, die 1959 und 1961 gewonnen wurden. Die ersten (a) von ihnen weisen in Richtung der *Q. thracica* Stef. et Ned., die zweiten (b) — in Richtung der Zerreiche. Die Blätter, die in den Jahren 1965—1969 gewonnen wurden, weisen Abweichungen in der Blattform der einzelnen Individuen auf. In Abb. 3 sind typische Blattformen für die Zerreiche, für *Q. thracica* Stef. et Ned. und verschiedene Übergangsformen abgebildet. Abb. 4 enthält Blätter von einzelnen im Jahre 1970 aufgegangenen Pflanzen. Sie sind den Blättern von *Q. thracica* Stef. et Ned. ähnlich oder können als Übergangsformen zwischen den Blättern von *Q. thracica* Stef. et Ned. und *Q. cerris* L. angesehen werden. Die Abb. 5 zeigt Blätter von einzelnen 1970 aufgegangenen Pflanzen. Ein Teil von ihnen weist die Blattmerkmale der Zerreiche auf, andere sind durch Übergangsmerkmale zu *Q. thracica* Stef. et Ned. gekennzeichnet. Die Abb. 6 veranschaulicht Blätter von *Q. cerris* L. (a) und *Q. coccifera* L. (b).

Die *Q. cerris* L.-Blätter zeichnen sich durch grössere Ausmasse aus. Sie erreichen eine Länge von 10 cm und mehr. *Q. coccifera* L. ist eine kleinblättrige Art mit einer Blattlänge von rund 5 cm. An den Zerreichenformen von *Q. thracica* Stef. et Ned. sind die Blätter der Form nach den Zerreichenblättern ähnlich, im allgemeinen sind sie aber mit einer Länge unter 10 cm kleiner. Die Blattform des *Q. thracica* Stef. et Ned.-Zerreichentyps ist die der Zerreiche, bei der typischen Form (*thracica*) sind sie jedoch länglicher als die *Q. coccifera* L. -Blätter, die eine abgerundete Eiform haben. Sie sind immer von kleinblättrigem Typ. Bei *Q. thracica* Stef. et Ned. ist das Verhältnis Breite: Länge durchschnittlich 1 : 2,5, bei den *Q. coccifera* L.-Blättern hingegen 1 : 2. Das Blattaderbild gleicht jenem der Zerreiche und *Q. coccifera* L., weil auch bei *Q. thracica* Stef. et Ned. die Hauptseitenadern mit interkalaren Zwischenadern zu beobachten waren.

Grössere Ähnlichkeit mit *Q. coccifera* L. zeigt die Textur der Blätter von *Q. thracica* Stef. et Ned., die vom Sklerophyltyp — hart, lederig und an den Rändern stachelig — sind. *Q. thracica* Stef. et Ned. ähnelt *Q. cerris* L. der Zahl der Hauptseitenadern nach die durchschnittlich 6 bis 8 beträgt, im Unterschied zu *Q. coccifera* L., bei der durchschnittlich 4—5 gezählt wurden. An der unteren Seite der Blätter von *Q. cerris* L. befinden sich längst der Zentralader und der Hauptseitenadern dichtgelegene lange und einfache Härchen. Solche sind auch an den Blättern vom Zerreichentyp der *Q. thracica* Stef.

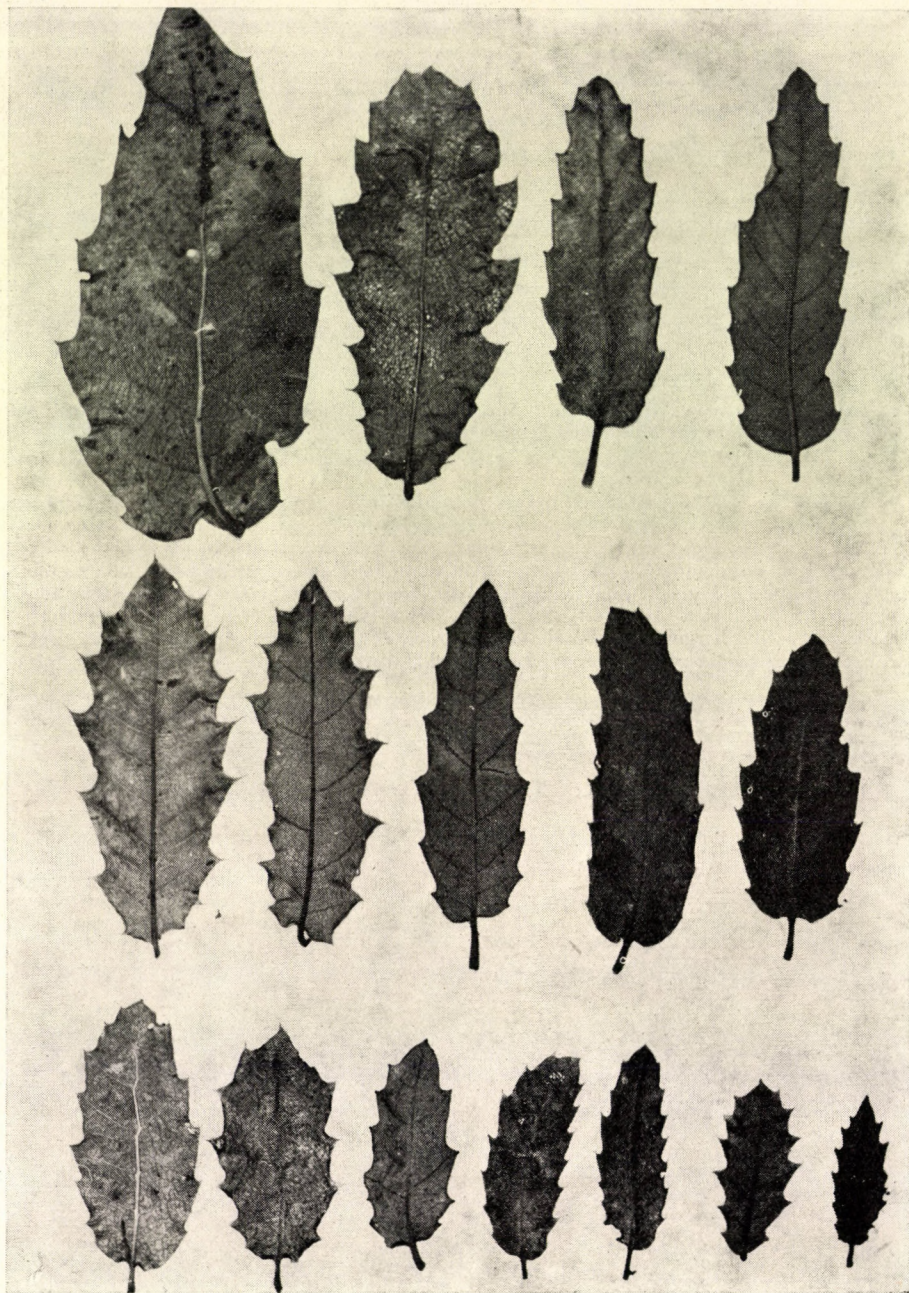



Abb. 1. Blätter vom Originalbaum

Abb. 2. Blattformen der Pflanze entnommen im Jahre 1959 (oben); Blattformen der Pflanze entnommen im Jahre 1960 (unten)

Abb. 3. Blattformen aus verschiedenen Pflanzen entnommen in der Periode von 1965 bis 1969

Abb. 4. Blattformen vom Typ *Quercus thracica* Stef. et Ned. aus verschiedenen Pflanzen entnommen im Jahre 1970

Abb. 5. Blattformen vom *Quercus cerris* L.-Typ aus verschiedenen Pflanzen entnommen im Jahre 1970. Oben intermediäre Blattformen aus verschiedenen Pflanzen entnommen im Jahre 1970

Abb. 6. Blätter von *Quercus cerris* L. (oben); Blätter von *Quercus cocciferra* L. (unten)

et Ned. und manchmal auch an den Blättern von *thracica*-Typ zu finden. An den Blättern von *Q. coccifera* L. fehlt jede Behaarung. Die Zerreichen- und *Q. coccifera* L.-Blätter sind auf der unteren Seite mit kleinen sternartigen Härchen bedeckt. Solche befinden sich in unterschiedlichen Mengen auch an den Blättern von *Q. thracica* Stef. et Ned., in den älteren Blättern erhalten sie sich jedoch nur bei der Zerreiche. Die älteren Blätter von *Q. thracica* Stef. et Ned. und *Q. coccifera* L. sind oft unbehaart. Der Behaarungsgrad der *Q. thracica* Stef. et Ned. zeigt aber bedeutende Abweichungen, und das stellte man zuerst beim Originalbaum fest, dessen einige Blätter an ihrer Unterseite dicht mit sternartigen Härchen bedeckt sind. In anderen Verzweigungen desselben Baumes ist die Haardecke sehr spärlich oder verschwindet vollkommen. Ein Übergangsmerkmal stellt bei *Q. thracica* Stef. et Ned. die Dauer der Nebenblätter dar, die sich in *Q. cerris* L. bis zum Austreiben der Knospen erhalten. An der *Q. thracica* Stef. et Ned. fallen sie bald nach ihrem Erscheinen ab, und die Knospen überwintern ähnlich wie bei *Q. coccifera* L. ohne Nebenblätter.

Die Erhaltung der Blätter am Stamm in *Q. thracica* Stef. et Ned. zeichnet sich durch eine vorübergehende Besonderheit aus. Die Blätter des Originalbaumes erhalten sich in grünem und halbgrünem Zustand bis zum Aufgang des Vegetationszeitraumes im nächsten Jahr (bis Mitte des Monats April) und erst mit dem Austreiben der jungen Blätter verdorren, die vorjährigen und fallen ab. Dasselbe vollzieht sich auch bei den im Institut für Forstwissenschaften im Freien erzogenen Nachkommenschaften von *Q. thracica* Stef. et Ned. Auf den Ästen am unteren Stammteil bleiben die Blätter im Winter grün. Die Pflanzen, die im Gewächshaus überwintern, haben im Winter ähnlich wie bei *Q. coccifera* L. grüne Blätter. Bei den Pflanzen der Nachkommenschaft mit Blättern vom Zerreichentyp wurde ein typischer winterlicher Blattabfall sowohl im Freien als auch im Gewächshaus beobachtet. Am Ende des Vegetationszeitraumes im Herbst vergilben ihre Blätter und fallen ab.

Zu der Gruppe morphologischer Merkmale, die *Q. thracica* Stef. et Ned. kennzeichnen, gehören auch die Form und Grösse der Auswüchse an den Fruchtbechern. Sie unterscheiden sich der Grösse und Form nach von jenen bei *Q. coccifera* L. und *Q. cerris* L.

Eine charakteristische Besonderheit stellen einige biologische Merkmale im Zusammenhang mit der Keimung der Eicheln, der Jungpflanzenentwicklung und der Belaubung des Baumes dar. Die Keimung der Eicheln von *Q. thracica* Stef. et Ned. zeichnet sich durch eine stark unterschiedliche Dauer aus, und die Stielspitze erscheint im Laufe eines längeren Zeitraumes (von 43 bis 140 Tagen) bei Aussaat der Eicheln gegen den 10—20. Oktober. Vielfältigkeit beobachtet man auch bei der Entwicklung des Keimlings mit gewissen Abweichungen im Sinne der Einstämmigkeit bei der Mehrheit von ihnen. Diese Jungpflanzen entwickeln dank der Entwicklung von Seitenstämmen im unteren Teil des Hauptstammes von Anfang an einen strauchartigen Habitus. Bei den Pflanzen vom Zerreichentyp ist die Einstämmigkeit stärker vertreten als bei den Pflanzen vom *Thracica*-Typ. Die Verjüngungsknospen treiben im Freien im April aus, im Gewächshaus beginnt jedoch die Belaubung der Pflanzen schon im Winter, u.zw. früher bei den Pflanzen vom *Thracica*-Typ und später bei den Pflanzen vom Zerreichentyp. Dieser Zeitunterschied in der Belaubung trat auch bei den im Freien erzogenen Pflanzen zutage. Bei der Mehrzahl der Pflanzen vom *Thracica*-Typ sind die jungen Zweige und Blätter

dunkelblau gefärbt, was auch bei *Q. coccifera* L. der Fall ist. Unter den Pflanzen befanden sich aber auch einige mit grün gefärbten jungen Trieben.

Besonders grosse Variabilität zeigte der Pflanzenwuchs in der von uns gegründeten, vom Originalbaum stammenden Population: Wachstum des Stieles am Ende des ersten Jahres durchschnittlich 10 cm, mit Schwankungen von 3—4 cm bis 31cm. Der Pflanzenwuchs erreichte im zweiten Jahr ein Höhe von durchschnittlich 24 cm, mit Schwankungen von 3—5 cm bis 40 cm. Im vierten Jahre erreichten die Pflanzen eine durchschnittliche Höhe von 72 cm mit Schwankungen von 8 bis 152 cm und im fünften Jahre waren druchschnittlich sie schon 135 cm hoch.

Die angedeuteten morphologischen und biologischen Besonderheiten des vegetativen Systems und der Fruchtbecher könnten als eine Beweis der hybriden Herkunft der Art *Q. thracica* Stef. et Ned. angenommen werden, d. h. als eine Form, die von der gekreuzten Bestäubung zwischen *Q. cerris* L. und *Q. coccifera* L. herstammte. Trotz der grossen individuellen Abweichungen im Rahmen der Population *Q. thracica* Stef. et Ned. erinnert die Pflanze nach der Dauerfestigkeit der Blätter mehr an *Q. coccifera* L., ihre allgemeine Verwandschaft ist jedoch nach der Zerreiche gerichtet, weil die Pflanze systematisch und taxonomisch eine Ähnlichkeit mit der Zerreiche aufweist. Als Richtlinie zur Unterstützung dieser Verbindung kann die Grenzweite des Polymorphismus beider Arten dienen, die als einzige Ausgangsarten für das Vorkommen von *Q. thracica* Stef. et Ned. als Hybridpflanze angenommen werden können. Der Polymorphismus bei *Q. cerris* L. ist sehr gross, bei *Q. coccifera* L. dagegen unbedeutend. In dieser Hinsicht besitzt *Q. cerris* L. die Merkmale jener breiten Variabilität, die für die meisten *Quercus*-Vertreter kennzeichnend ist. Auf diese Tatsache hat die Aufmerksamkeit noch CHARLES DARWIN[1] gelenkt, indem er behauptete, dass die breite Variabilität der Eichenarten einen Grund für die Kompliziertheit ihrer Taxonomie darstellt. Diese Änderungsfähigkeit wurde von den Spezialisten im Bereich der Systematik zur bedeutenden Vermehrung der Artenzahl ausgenutzt. Innerhalb der Grenzen bedeutender Schwankungen ist diese komplizierte Taxonomie ein Hinweis auf den Stand des Formänderungsprozesses, der fast alle Eichenarten im Rahmen einer allgemeinen genetischen Wurzel betrifft. Die Änderungsreichenfolge ist dem gesetzmässigen Aufkommen ähnlicher Merkmale bei den geschlechtsnahen Formen unterstellt. Diese Gesetzmässigkeit, formuliert von WAWILOW[2] als Gesetz der homologischen Reihen bei den geschlechtnahen Arten, wurde bei unseren drei Eichenarten von der Sektion *Robur*: *Quercus robur* L., *Quercus sessilis* Ehrh. und *Quercus lanuginosa* Lam. von W. N. ANDREEV[3] gründlich untersucht.

Kann die Ähnlichkeit zwischen einigen Merkmalen von *Q. thracica* Stef. et Ned. und *Q. coccifera* L. als Grund dazu dienen, die letzten Art als

[1] DARWIN, CH. (1950), »Herkunft der Arten«. Bulgarische Ausgabe. S. 181—182.

[2] WAWILOW, N. (1920): »Gesetz der homologischen Reihen in der geschlechtlichen Abänderung«, Saratow.

[3] ANDREEV, W. N. (1927—28): »Homologische Reihen und Formen einiger Eichenarten«. Werke über Botanik, Genetik und Züchtung. B. 18. S. 371—452.

zweiter Teilnehmer in der hybriden Herkunft der angegebenen Form zu vermuten? Nein, die Ähnlichkeit allein genügt nicht.

Q. coccifera L. soll, wie wir schon sagten, auch in die Artengruppe der Sektion *Cerris* Loud. eingeschlossen werden. Der grösste Teil dieser Arten zeichnet sich durch den winterlichen Blattabfall aus, und in dieser Hinsicht macht nur *Q. coccifera* L. eine Ausnahme. Im Rahmen des Polymorphismus der Art *Q. cerris* L. ist auch die Form *Q. ambrozyana* Simonkai bekannt, die nach einem einzigen Baum mit halbewiggrünen Blättern beschrieben wurde. Diese Form ist in einer Robinienkultur aufgewachsen, und REHDER[1] hält sie, unserer Meinung nach mit wenig Wahrscheinlichkeit für eine Hybridenpflanze, ohne die Elternformen, ausser der Zerreiche, aufzuzeigen. Hybridenformen zwischen der Zerreiche und anderen Arten der Sektion *Cerris* und besonders *Q. coccifera* L. sind bis jetzt nicht bekannt. Das gibt uns den Anlass, die Vermutung der hybriden Herkunft der *Q. thracica* Stef. et Ned. als Kreuzung zwischen *Q. cerris* L. und *Q. coccifera* L. als ungenügend bewiesen abzulehnen. Die Besonderheiten in der Morphologie und Biologie des Blattsystems, auf die sich diese Vermutung gründete, könnte man als eine parallele Homologie der Reihen annehmen, die in die Richtung der Absonderung einer kleinblättrigen Form mit halbewiggrünen Blättern weisen. Diese Form ist nur äusserlich in gewissem Grade der Blattstruktur der Art *Q. coccifera* L. ähnlich, ohne dass dieses Merkmal auf dem Wege der Hybridisation aufgekommen ist.

Die Frage wird komplizierter, wenn wir die Untersuchungen über die fossilen Zerreichenarten benutzen, die wir in den obertertiären (pliozänen) Formationen in der Ebene von Sofia entdeckt haben. Diese Funde erklären in gewissem Masse auch den Fall *Q. thracica* Stef. et Ned. Die Materialien enthalten sehr viele Abdrücke von Blättern und Fruchtbechern. Einige stammen von *Q. coccifera* L., andere haben ihre Herkunft von der fossilen Art *Q. drymeja* Unger und sind nicht von den Blättern der *Q. thracica* Stef. et Ned. zu unterscheiden, obwohl diese Form damals noch unbekannt war.[2]

Sowohl in der Gegenwart, als auch im mittleren und oberen Pliozän gehören zur Eichenflora in Bulgarien, damals von den Zerreichenarten vertreten, einige Ausgangsformen mit ewiggrünen Blättern, aus denen sich die blattabwerfenden Arten absonderten. Die in zwei Veröffentlichungen über die pliozäne Flora beschriebene Art *Q. drymeja* Unger war zu dieser geologischen Zeit, in West- und Südeuropa vermutlich sehr verbreitet. Man kann

[1] REHDER, A. (1960): loc. cit. p. 162.

[2] STOJANOFF, N. STEFANOFF, B. (1929): Beitrag zur Kenntnis der pliozänen Flora in der Ebene von Sofia. Zeitschrift des Bulgarischen Geologischen Vereins, J. II. H. 3, S. 52—53, 57—59, fig. im Text 13(3—4), fig. 16; Tafel. VII (7—9), Tafel, VIII (6, 11—13).

STEFANOFF, B.—JORDANOFF, D. (1935): Studies upon the pliocene flora of the plain of Sofia (Bulgaria), Sammelband der Bulgarischen Akademie der Wissenschaften. H. 29, S. 39—40, pl. X(7—8); l. XI (6—12); tabl. XI (1—5); tabl. XII (1—5); tabl. XII (1—5); tabl. XIII (1).

fast keinen Unterschied zwischen den in diesen Veröffentlichungen beschriebenen Blatt- und Fruchtabdrücken und jener Pflanze machen, die den Gegenstand unserer gegenwärtigen Mitteilung bildet. Einige der fossilen Materialien dieser Gruppe wurden in der Vergangenheit als *Q. coccifera* L. identifiziert, weil damals *Q. thracica* Stef. et Ned. noch nicht bekannt war. Die gefundene Original-Baumpflanze in den östlichen Rhodopen, die unter dem Namen *Q. tracica* Stef. et Ned. beschrieben wurde, kann aufgrund der fossilen Materialien von *Q. cerris* L. einschliessen. Die letztere Art in Bulgarien mit vielen Abweichungen vertreten, und einige von diesen stehen den Abweichungen der *Q. thracica* Stef. et Ned. sehr nahe.

Wir sind der Meinung, die Vermutung, *Q. thracica* Stef. et Ned. als rückwärtige Mutation der Zerreiche aufzufassen, unterstützen zu können.[1] Die in den Nachkommenschaften dieses Originalbaumes zutage getretene Vielfältigkeit der Merkmale lässt sich mir sehr schwer aufgrund der Dogmatik der korpuskulären und molekulären Genetik erklären. Man könnte auch schwerlich einen objektiven Grund zur Verbindung dieses Polymorphismus einen erblichen Schlüssel finden, der in einer bestimmten Stoffzahl, die die Erblichkeit lenkt, eingeschlossen ist. Der Fall *Q. thracica* Stef. et Ned. hat gezeigt, dass die Formbildung in der Natur als Ergebnis des gestzmässigen Verlaufes zusammenhängender Reaktionen vorkommt. Diese Reaktionen liessen sich in keines Schema einfügen, wenn auch die Phantasie der Genetiker reich ist. Durch subjektive Erwägungen entfernt man sich vom wirklichen Inhalt der Naturgesetzmässigkeiten, indem man die falsch ausgedachte Dogmatik für das materialistische Wesen der Erblichkeit hält.

[1] STEFANOFF, B. (1969): S. 68.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 359—366 (1973)

EINIGE BETRACHTUNGEN ÜBER DIE »TUNDRA«-VEGETATION DER SÜDÖSTLICHEN KARPATEN (RUMÄNIEN)

Von

T. I. ŞTEFUREAC

CATEDRA DE BOTANICA UNIVERSITATEA BUCUREŞTI

(Eingegangen: am 1. Januar 1973)

Following a general discussion of the steppe and tundra, a comparison between the alpine and zonal tundra regions is given. The existence of these plant formations was examined on the basis of personal observations and extensive bibliographic material.

Through a comparison between the pedoclimatic, biogeographical as well as phytosociological characteristics of the lichens, mosses, and cormophyta of the Bucegi Massif with those of the corresponding areas in the SE Carpathians and other mountain systems, the following conclusions are drawn:

— In the SE Carpathians no associations characteristic of the alpine tundra exist, but only single relict aspects (small space communities), which coenotaxonomically belong largely to the plant formations swards of montane elerations;

— On the basis of the existing categorization of the vegetation according to altitude, the absence of an actual alpine grade is asserted since in the frame of this categorization merely the lower zones are represented, whereas the nivale zone is missing.

Zu den grossen bekannten Vegetationsbildungen der gemässigten Zone mit kaltem und trockenem Charakter, gehören auch die der Steppe und der Tundra. Obwohl sie unter verschiedenen Längen- und Breitengraden vorkommen, haben sie einige allgemeine gemeinsame Kennzeichen. Sie können aber in der heutigen Vegetation Rumäniens nicht als solche berücksichtigt werden.[1]

Es steht ausser Zweifel, dass diese Formationen eines bestimmten Typs in gewissen phytohistorischen Etappen auf dem Gebiet unseres Landes mit gewissen Anteilen und Flächen vorhanden waren.

Wenn wir aber die heutige Vegetation betrachten, stellen wir aufgrund einer Reihe von Argumenten fest, dass wir vom geobotanischen Standpukt aus für das Gebiet Rumäniens diese beiden Vegetationsgruppen in ihrem wahren Sinn nicht als existent betrachten können.

Beide Formationen verlangen nach ihren Kennzeichen einen geographischen Raum auf bestimmten Längen und Breitengraden, da jede von ihnen für sie spezifischen öko-physiologischen Charakter besitzt.

Es taucht nun die Frage auf, ob wir in der heutigen Vegetation Steppen- und alpine Tundrenformationen haben oder nicht.

[1]Mitteilung, vorgelegt bei der nationalen geobotanischen Beratung über das Studium und die Kartierung der alpinen Vegetation der rumänischen Karpaten (Bucegi-Gebirge: 23—28. VII. 1970).

Was die Steppe anlangt, haben die geobotanischen Studien der letzten Zeit ergeben, dass eine echte Steppenformation in der heutigen Vegetation fehlt, dass aber hier und da in der Ebene und im Hügelland, insbesondere im Süden und Südosten unseres Landes einige Bruchstücke von Steppenformationen oder nur einige floristische Steppenelemente, wie z. B. die pontosarmatischen usw. vorhanden sind.

Ebenso glaube ich, dass wir einige Aufmerksamkeit der Frage widmen müssen, ob wir in der alpinen Region und auf den subalpinen Hochebenen einiger Gebirgsmassive der rumänischen Karpaten eine alpine Tundra besitzen und ob in diese Formation gewisse Hochgebirgsassoziationen eingegliedert werden können, die im allgemeinen für den zentralen und osteuropäischen Raum anderen grossen cönotaxonomischen Einheiten angehören.

Eine Sache für sich ist es, die Steppe der grossen geographischen Gebiete, wie z. B. die der UdSSR sowie die arktische, zonale, polare oder boreale Tundra Nordeuropas, Asiens und Nordamerikas und die alpine Tundra einiger Gebirgssysteme mit gewissen orographischen und geomorphologischen Kennzeichen in bestimmten Breiten und eine ganz andere Sache, die Situation, die zerstückelten Vegetations-Fragmente, die sich als Relikte einer arktotertiären Flora und Vegetation erhalten haben, in eine Tundravegetation einzugliedern. Sie zeigen so nur etwas von den diesbezüglichen Formationen an. Ich hatte Gelegenheit, die Mannigfaltigkeit solcher Vegetationsformationen teilweise auf den Hochebenen Nordmongoliens kennenzulernen (1969).

Wie die Steppenassoziationen nicht als solche betrachtet werden können, wenn gewisse Gramineen-Arten u. a. fehlen, so kann die Tundra (Polarsteppe, kalte Steppe) bei Fehlen von Moosen und Flechten mit ihren charakteristischen Arten und ihren Populationsreichtum nicht als solche angesehen werden.

Beide Formationen, die Steppe und die Tundra, stellen Landschaften und Klimaformationen dar, die ökologisch gut und für lange Dauer fixiert sind und einen Reliktcharakter tragen, der ökologisch, geobotanisch und geographisch gekennzeichnet ist.

Die folgenden Betrachtungen gehen aus den bibliographischen Informationen unserer Literatur und insbesondere aus den Beobachtungen über die Vegetation verschiedener Gebirgsmassive der südöstlichen Karpaten, einschliesslich der allgemeinen Bibliographie über die zonale, polare und insbesondere über die alpine Tundra hervor.

In unserer älteren botanischen Literatur begegnen wir dem Begriffe »alpine Tundra« (feucht und trocken) in den Arbeiten von I. Grinţescu (15), E. J. Nyárády (25) über das Ceahlău-Gebirge der Ostkarpaten. Diese Angaben wurden in einigen Arbeiten von P. Enculescu (12) und I. Prodan (32) und von anderen synthetisch aufgenommen. Was die Erklärung der Herkunft der Vegetation der alpinen Zone in den rumänischen Karpaten betrifft, hat A. Procopianu-Procopovici (31 für die phytohistorische Entwicklung auch die alpine Tundra erwähnt.

Später gibt I. PRODAN an, dass die *Carex*-Assoziation in der Nähe der »Tundra« auf dem Ceahlău häufig genug ist. AL. BORZA hat sie *Caricetum sempervirentis pseudotristis* benannt. In Verbindung mit der Anwesenheit und Benützung der Bezeichnung »Tundra« in diesem Massiv drückt sich E. POP (29) bezeichnend aus, indem er meint, dass die Moose und Flechten eine Tundra- oder torfige Sumpfformation »imitieren« würden.

In den phytosoziologischen Studien über verschiedene Gebirgsmassive der Karpaten, benützen zahlreiche Autoren, wie AL. BORZA, E. J. NYÁRÁDY (Retezat-Gebirge), E. GHIŞA, ŞT. CSŰRÖS u. a. (Făgăraşi), ŞT. CSŰRÖS TR. ŞTEFUREAC (Călimani). GH. ANGHEL u. Mitarb. (Cibin), R. SOÓ, A. NYÁRÁDY, TR. ŞTEFUREAC (Rodnei), D. PUŞCARU u. Mitarb.), AL. BELDIE (Bucegi), N. BOŞCAIU (Ţarcu-Godeanu u. Cernei) und andere in ihren Arbeiten nicht den Ausdruck »Tundra«, sondern nur sporadisch einige Ähnlichkeiten mit einer solchen.

Die Assoziationen einiger Kormophyten der hohen Regionen der Massive der Karpaten Rumäniens, einschliesslich einiger Moose und Flechten wie z. B. die Assoziationen: *Luzuletum spadiceae retezaticum*, *Juncetum trifidi* mit *Oreochloa disticha*, *Trifido-Supinetum* u. andere sind nicht und können nicht cönotaxonomisch in eine alpine Tundra-Formation eingereiht werden.

In den Moos- und Flechtentundren der südöstlichen Karpaten, einschliesslich unsere Studien, konnten wir keine spezifischen phytosoziologischen und phytogeographischen Elemente feststellen, die für eine eigentliche alpine Tundra-Vegetation charakteristisch gewesen wären.

Für das Bucegi-Gebirge sind die höchstgelegenen Pflanzenassoziationen (2000—2515 m) von D. PUŞCARU u. Mitarb. in die 1 Gruppierung — natürliche alpine Vegetation der Stein-, Geröll- und Felsformation — eingereiht worden, die zu den Al. *Androsacion alpinae* (Ass. *Silene acaulis-Minuartia sedoides*, *Festucetum glacialis*), Al. *Salicion herbaceae* (*Salicetum herbaceae*, *Polytrichetum sexangularis*, *Anthelietum juratzkanae*) und Al. *Arabidion caeruleae* (*Salicetum reticulatae*) u. a. Assoziationen gehören.

In der kürzlich erschienenen Monographie über die Flora und Vegetation der Kormophyten des Bucegi-Gebirges, reiht AL. BELDIE (2) cönotaxonomisch einige Hochgebirgsassoziationen in die 6. Gruppierung, die »alpine Tundra« ein (S. 513—527), wobei er eine Reihe von Cönotaxonomen mit »streng alpinem Charakter« und grösster Verbreitung im oberen alpinen Bereich, wie Ass. *Festuca glacialis-Minuartia sedoides* als repräsentative Einheit für die alpine Tundra-Vegetation mit der Unterass. *festucetosum glacialis* sowie *Salicetum reticulatae*, *Salicetum herbaceae*, Ass. *Salix reticulata-Dryas octopetala* erwähnt. Er zieht aber den phytocönotischen Wert einiger Moos- und Flechtenarten nicht in Betracht und reiht das *Loiseleurietum procumbentis* (Cocora, Babele, Coştıla) vom Plateau und von den sanften, den Winden stark ausgesezten Hängen, als zu Tundra gehörig betrachtet wurde, in die 3. Gruppierung der kurzen Gebüsche von Ericaceen ein.

Was einige geobotanische Beobachtungen in den südöstlichen Karpaten betrifft, erwähnt H. MEUSEL (22) indem er sich auf die Vegetation der Bucegi-Gebirge bezieht in den alpinen Rasenfluren Arten, wie: *Festuca glacialis*, *F. supina*, *Kobresia myosuroides* u. a., ohne sie aber in eine Tundra-Vegetation einzureihen, wobei er schreibt: »Im Arealtypenspektrum dieser Gesellschaften finden sich vorzugsweise alpine und arktischalpine Arten. Sie bilden eine niedrige, meist blütenarme Vegetation, für die BELDIE die zumindest vom physiognomischen Standpunkt aus berechtigte Bezeichnung 'alpine Tundra' geprägt hat« (S. 182).

Was die sogenannte »alpine -Tundra-Assoziationen« des Bucegi-Gebirges sowie im allgemeinen der Südostkarpaten anlangt sind es zwei Tatsachen, die u. E. in erster Linie in Betracht gezogen werden müssen:

Eine alpine Tundra-Assoziation kann ohne die Anwesenheit gewisser Moosarten, wie *Aulacomnium turgidum*, *Rhacomitrium languinosum*, Arten der Gattungen *Polytrichum*, *Dicranum* u. a., die zu Boden-Biocönosen gehören, sowie einiger charakteristischer photo-xero- und acidophilen Flechtenarten mit Massenentwicklung aus der Gruppe *Epigaectea lichenosa* (Bodenflechtengesellschaften) nicht begrenzt und begriffen werden.

Das Bucegi-Gebirge, mit seiner geographischen Breitengradlage in den südöstlichen Karpaten hat nach der neuen Auffassung der Vegetationsstufen nach REISIGL und PITSCHMANN (34) (siehe ELLENBERG-Phytologie IV/2, 1963) keine echte alpine Stufe.

Aber nicht nur der Breitengrad, sondern ebenso auch die Gesamtheit der pedoklimatischen Faktoren können die Anwesenheit oder das Fehlen der alpinen Tundra in einem Gebirgsmassiv einer gewissen Gebirgskette bestimmen.

So hat die nationale Beratung über Pedologie, die im Jahre 1969 im Bucegi-Gebirge abgehalten wurde, in dem von ihr herausgegebenen Führer die identische Überschneidung der Vegetation der alpinen Tundra und der Rasen mit *Caricetum curvulae* auf den typischen humösenkieselreichen und schwach podsolischen Böden oder einiger Übergänge der humösen-kieselreichen Böden zu den braunen alpinen Böden festgestellt.

Auf diese pedologische Auffassung hin behaupten R. CHAMJNADE, B. SCUCHJER, E. EHWALD, C. CHIRIȚĂ, SV. ZONN u. a., die an dieser Beratung teilgenommen haben, aufgrund der obigen Überlegungen, dass im Bucegi-Gebirge keine spezifischen Tundra-Böden, sondern wie auch vegetationsmässig, nur einige den Tundra-Böden ähnliche Aspekte vorhanden sind, ohne dass aber diese zusammen Annahme einer echten Tundravegetation rechtfertigen würden.

Wenn wir uns auf die Weltliteratur über die alpine Tundra gewisser Gebirgssystem mit einer oberen alpinen, unternivalen und nivalen Stufe beziehen, stellen wir bei den Bryophyten fest, dass einige Autoren, wie z. B. TH. HERZOG (17). u.a. in ihrer Synthese der alpinen

Tundra für Abittal und Südosteuropa die Bezeichnung »alpine Tundra« nicht benützen. Auch J. AMANN (1) gibt für die Schweizer Alpen an, dass die Tundra nur bruchstückweise auf eng begrenzten Flächen vorkommt. Ähnliche Betrachtungen finden wir bezüglich der Flechten, von welchen O. KLEMENT (19) einige Flechen-Cönotaxonen beschreibt die zu *Cetrarion nivalis, Solorinion croceae,* Tundra-Vegetation einzureihen. Dabei bezieht er sich auf Gebirge Mitteleuropas, auf die Alpen u. a. die unvergleichlich höher sind als die Massive der südostlichen Karpaten.

Was die Kormophyten und im allgemeinen die Vegetation unseres Kontinents anlangt, unterstrich noch A. KERNER (18), dass »in Europa die Tundra keine Rolle spielt«, Ebenso C. SCHRÖTER (35) für die Alpen. A. CHRIST unterscheidet diese Formation nicht für die Schweizer Alpen und F. PAX (27) benützt in seinen Studien über das ganze Karpatensystem niemals die Bezeichnung »alpine Tundra«.

Kürzlich (1956) haben LAWRENKO und SOCEAWA (20) in ihrer Arbeit spezifiziert, dass in den Gebirgen Europas (Alpen und Karpaten) keine alpine Tundra existiert. Dieselben Autoren behaupten, dass eine solche nur die hohen Gebirge der südlichen UdSSR, Chinas und Koreas, mit Vorkommen einer speziellen Moosvegetation mit *Polytrichum hyperboreum*, *Rhacomitrium lanuginosum* u. a. charakterisiert.

Weiterhin muss erwähnt werden, dass in den verschiedenen allgemeinen Klassifizierungen der Vegetation grösserer Oberflächen und in ihrer Einreihung in cönotaxonomische Systeme, die bis heute veröffentlicht wurden, die Gruppierung »alpine Tundra« für die Gebirgssysteme Europas nicht anzutreffen ist, obwohl Hochgebirgsgesellschaften nicht fehlen (BRAUN-BLANQUET, TÜXEN, GAMS, SOÓ, EHRENDORFER, SCAMONI u. a.). Auf gewissen Breitengraden umfasst die Vegetation auch Formationen von Silvotundren, die sich als Fragmente auch in einigen Gebirgen Europas erhalten haben und auch in den Südostkarpaten nicht fehlen.

Die alpine Stufe der verschiedenen isolierten Gebirgssysteme (Kaukasische Alpen, Karpaten, südsibirischen Gebirge, Rocky Mts. in Nordamerika u. s. w.) weist aber doch in bezug auf ihre Vegetation einige floristische, florogenetische und soziogenetische Ähnlichkeiten mit der alpinen Tundra auf. Es ist eine bekannte Tatsache, dass in der Eiszeit eine Verbindung zwischen der Flora und alpinen Vegetation der Gebirge verschiedener geographischer Regionen und der arktischen Flora der polaren, borealen Tundra bestand. Als Genese gehören diese Gebirge zu den tertiären Faltungen, und dementsprechend entstand ihre Flora zugleich mit der Bildung der Gebirge und deren Bedeckung in der gleichen Epoche wie die arktotertiäre Flora der nördlichen Hemisphäre, die damals auch in den südöstlichen Karpaten nicht fehlte.

Aufgrund paläohistorischer Betrachtungen zeigt H. WALTER (1968), dass vom klimatischen Standpunkt aus die arktischen Zonen der alpinen Stufen jener Gebirge, die auf 50° n. Breite liegen, in ihren ökologischen Grundeigenschaften einander nicht entsprechen (40). Gemeinsam ist ihnen lediglich die kurze Vegetationsperiode. Die Zahl der für die polare Tundra und die alpine Vegetation gemeinsamen Pflanzenarten ist relativ gering. Wir nennen unter ihnen *Saxifraga oppositifolia*, *Empetrum nigrum*, Arten von *Vaccinium*,

Betula, *Eriophorum*, *Carex*, u. a. wobei oft Ökotypen, Rassen, diploide Formen usw. nicht fehlen.

Was den Begriff »Tundra« anlangt, können wir auf die Meinungen einiger Biogeografen nicht verzichten. So vermeiden Autoren wie P. Bizot (1965), G. Lemée (1967), H. Elhanii (1968) u. a. in ihren letzten Synthesen den Ausdruck »alpine Tundra« für gewisse Gebirge oder verwenden ihn nur mit Vorbehalt. Auf die Analogie zwischen der polaren und der alpinen Tundra hat noch Em. de Martonne (1932) hingewiesen, und in den neueren Arbeiten, die von Lawrenko und Soceawa (1956) sowie von H. Walter (1968) u. a. veröffentlicht wurden sind diese Unterschiede floristisch, ökologisch und physiologisch vielseitig hervorgehoben werden.

Als einige floristische Elemente der den Tundren eigenen Kormophyten nennen wir: *Ranunculus glacialis*, *Carex ferugineus*, *C. firma*, *Astragalus alpinus*, *Trifolium thalii* u. a.

Eine bemerkenswerte und spezifische Eigentümlichkeit der Vegetation der alpinen Stufe besteht darin, dass die Populationen und Assoziationen eine relativ artenarme monotone und charakteristisch mosaikartige Kleinraumgesellschaft darstellen. In diesen kann oft eine Vermengung von Kormophyten und Kryptogamen (Moose und Flechten) beobachtet werden die auf kleine Entfernungen begrenzt sind, wie sich das sehr gut auch an der Vegetation der unteren und mittleren alpinen Stufe des Bucegi-Gebirges erkennen lässt. Mit wachsender Höhe und zunehmendem Vorherrschen von Felsen, Abhängen und Rissen mit verschiedenen der Sonne ausgesetzen Flächen kommt eine Verringerung der mehr oder weniger flachen Zonen mit gleichseitigen Erscheinen einer kurzwüchsigen Vegetation oft mit gewissen mengenmässig gut vertretenen Moosen zur Geltung.

Aus allen diesen allgemeinen und besonderen Betrachtungen geht hervor, dass eine sogenannte »alpine Tundra« in den rumänischen Karpaten in der jetzigen Vegetation, die wir phytocönologisch analysieren, nur ganz bruchstückweise erscheint. Sie zeigt jedoch nur einige Elemente und Aspekte einer alpinen Tundra, ohne indessen echte Pflanzengesellschaften zu bilden wie wir solche kennen, nach einigen Autoren, für Gebirgssysteme mit grösseren Höhen und besonderem geographischem Charakter teilweise anerkannt werden.

Aus den langen Beobachtungen über das Bucegi-Gebirge sowie allgemein über unsere Karpaten mit dem ökologischen und phytocönotischen Studium der Populationen und Moosgesellschaften (einschliesslich der bibliographischen Betrachtung in unseren Lande) geht hervor, dass ein bemerkenswertes phytocönotisches Verhältnis zwischen der Vegetation der Moose und Flechten und der Vegetation gewisser für Kalkmassive oder für Schiefergebirge spezifischer Kormophyten besteht. Im Retezat-Gebirge, im Făgăraş-, im Ţarcu-Godeanu- und insbesondere in Căliman-Gebirge (in welchem gewisse Flechtenarten wie *Cetraria islandica* ausgedehnte Populationen auf grossen Flächen bilden) unterscheiden sich die Aspekte durch einige Tundra-Elemente und aus diesem

Grunde durch dem ganz besonderen Charakter dieser Formationen von dem der Kalkmassive (Bucegi, Ceahlău) in den südöstlichen Karpaten.

Aufgrund einer Reihe persönlicher Beobachtungen und aufgrund einiger vergleichender Elemente, die wir zusammenfassend aus der allgemeinen und der rumänischen Bibliographie vorgelegt haben, gelangen wir zu der Schlussfolgerung, dass wir in der Vegetation der hohen Gebirgsketten der südöstlichen Karpaten nicht von einer »alpinen Tundra«, sondern nur von einigen Bruchstücken als Reliktaspekten einer alpinen arktotertiären Tundra mit interzonalem Charakter sprechen können. Auch von einer echten alpinen Stufe, die uns nach den neuen Auffassungen über die Höhenstufenfolge der Vegetation fehlt, kann keine Rede sein.

Wir erachten es als notwendig, dass dieser Angelegenheit eine bessere Umrahmung und Einreihung einiger kritischer Aspekte der Höhenvegetation des Bucegi-Gebirges und ganz allgemein der südöstlichen Karpaten erfolgt, zumal das Problem nach einigen neuen Syntheseaspekten verlangt, die uns auch in Zukunft neben den Beiträgen einer möglichst grossen Zahl von Forschern beschäftigen werden. In dieser Situation ist um so eher Vorsicht geboten, als uns die monographischen phytosoziologischen Studien bevorstehen, die in dieser Etappe über die mannigfaltigen Karpatenmassive — einschliesslich der Aufnahme der Flora und Vegetation der rumänischen Karpaten — gemacht werden.

LITERATUR

1. Amann, J. (1928): Bryogéographie de la Suisse. Zürich.
2. Beldie, Al. (1967): Flora și vegetația Munților Bucegi. Edit. Academiei R. S. România.
3. Borza, Al. (1934): Studii fitosociologice in Munții Retezatului. Bul. Grăd. Bot., Cluj, vol. XIV 1—2.
4. Boșcaiu, N. (1971): Flora si vegetația Munților Țarcu, Godeanu și Cernei. Edit. Acad. R. S. România.
5. Braun-Blanquet, J., Jenny, H. (1926): Vegetationsgliederung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentral-Alpen. Denkschrift Schweiz. Naturf. Ges., 63.
6. Brockmann-Jerosch H. (1925—1929): Die Vegetation der Schweiz. I. Beitr. Geobot. Landes. aufn. Schweiz. 12.
7. Csűrös, Șt. (1951): Cercetari floristice și vegetație in Munții Călimani. Studii și cercet. Acad. R. P. Romîne. Filiala Cluj. An. II. ar. 1—2.
8. Csűrös, Șt., Káptalan, M., Nagy, F. (1956): Contribuții la studiul vegetației alpine a regiunii centrale a Munților Retezat. Studii și cercet. de biol. veg. Acad. R. P. Romîne Fil. Cluj. tom. VII. ar. 1—2.
9. Degen, A. (1914): Ein Beitrag zur Kenntnis der Moosflora des Berges Bucsecs in Siebenbürgen. Magy. Bot. Lapok. vol. XIII.
10. Domin, K. (1933): Die Vegetationsverhältnisse des Bucegi in den rumänischen Südkarpaten. Ergebnisse d. intern. Pflanzengeogr. Exk. durch Rumänien, 1931, in Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, Bern, Fasc. 10.
11. Ellenberg, H. (1963): Phytologie IV/2. 1963.
12. Enculescu, P. (1924): Zonele de vegetație lemnoasa din România. Mem. Inst. Geologic. al României, București.
13. Gams, H. (1927): Von den Follatères zur Dent de Morcles. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz. 15.
14. Ghica, E. (1940): Contribuțiuni la studiul fitosociologie al Munților Făgărasului. Bul. Grăd. Bot. și al Muz. Bot. dela Univ. din Cluj. vol. XX. ar. 3—4.
15. Grințescu, I. (1929): Considérations géo-botaniques sur le Mont Ceahlau. Bul. Soc. de Științe din Cluj. tom. II.

16. HAYEK, A. (1916): Die Pflanzendecke Österreich-Ungarns. Leipzig—Wien.
17. HERZOG, TH. (1926): Geographie der Moose. Jena.
18. KERNER, A. (1916): Pflanzenleben, 3. Aufl. Bd. III. Die Pflanzenarten als Floren und Genossenschaften. Leipzig— Berlin.
19. ELEMENT, O. (1955): Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften in Beiträge sur Vegetationskunde, Bd. I-Feddes Repertorium speciarum novarum regni vegetabilis. Akad. Verlag, Berlin.
20. LAWRENKO, E. W., SOCEAWA, W. B. (1956): Descriptio vegetationis URSS, Academia Scient. URSS Moscva—Leningrad, tom. I, II.
21. MATTIK, F. (1941): Die Vegetation frostgeformter Böden der Arktis, der Alpen und des Riesengebirges, Fedde Rep. spec. nov. Beih. 126.
22. MEUSEL, H. (1968): Geobotanische Beobachtungen in den Südkarpaten. Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. Bd. 8. Berlin.
23. MOTYKA, J. (1925): Die Pflanzenassoziationen des Tatragebirges I. Bull. Inst. Acad. Polon.-B. 1924.
24. NYÁRÁDY, E. I. (1958): Flora şi vegetaţia Munţilor Retezat, Bibliot. de biologie veget. I. Acad. R. P. Române.
25. NYÁRÁDY, E. I. (1924): Contributii la cunoasterea vegetatiei si florei munţelei Ceahlău. Bul. Grăd. Bot. şi de la Muz. Bot. Univ. Cluj. Vol. IV. nr. 2—3.
26. OZENDA, P. (1966): Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. Docum. Carte Végét. Alp. IV. Grenoble.
27. PAX, F. (1908): Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpaten. (Vegetation der Erde X: Engler Drude) Bd. II.
28. PISEK, A. (1960): Pflanzen der Arktis und des Hochgebirges. Hb. d. Pflanzenpghysiologie, Bd. V.
29. POP, E. (1933): Analize de polen in turba din Bucegi si Ceahlău. Bul. Grăd. Bot. şi al Muz. Bot. de la Univ. din Cluj, vol. Vol. XIII. nr. 1—4.
30. POP, E.—LUPŞA, V.—BOŞCAIU, N.—SORAN, V. (1970): Analyse pollinique du sédiment de l'étang du Taul Zanoguţii (Massif du Retezat, Roumanie). Fragm. Fl. Géobot. 16, 1.
31. PROCOPIANU-PROCOPOVICI, A. (1905): Caracterul general al florei de pe mosia regala Broşteni. Bucureşti.
32. PRODAN, I. (1939): Flora pentru determinarea şi descrierea plantelor ce cresc in România, ed. a 2-a, Cluj.
33. PUŞCARU, D.—PUŞCARU-SOROCEANU, E.—PAUCĂ, A.—ŞERBANESCU, I.—BELDIE, AL.—ŞTEFUREAC, TR—CERNESCU, N.—SAGHIA, F.—CREŢU, V.—LUPU, L.—TASCENCO, V. (1950): Pasunile alpine din Munţii Bucegi. Tratate-Monografii. Academia R. P. Române.
34. REISIGL, S.—PITSCHMANN, H. (1958): Obere Grenzen von Flora und Vegetation in der Nivalstufe der zentralen Ötztaler Alpen (Tirol). Vegetatio 8.
35. SCHROETER, C. (1908): Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich.
36. SOÓ R. (1964): Synopsis Systematico-Geobotanica Florae Vegetationisque Hungariae, I. Akadémiai Kiadó, Budapest vol. I.
37. ŞTEFUREAC, TR. L. (1952): Asociaţia ou Aulacomnium turgidum (Whlb.) Schwaegr. din Munţii Rodnei. Bul. Stiinţ. Academia R. P. Române, Sect. st. biol. geol. geogr. vol. IV. nr. 2.
38. ŞTEFUREAC, TR. I. (1972): Consideratiuni noi asupra florei şi vegetaţiei Briofitelor din Munţii Bucegi. Acta Bot. Horti Bucurestiensis (1970—1971), Bucureşti.
39. TICHOMIROW, B. A. (1962): Die Waldlosigkeit der Tundra, ihre Ursachen und die Möglichkeit zu ihrer Überwindung. Moskau—Leningrad.
40. WALTER, H. (1968): Die Vegetation der Erde in ökolog. physiologischer Betrachtung. II. Die gemässigten und arktischen Zonen, Jena.
41. x x x (1969): Conferinţa naţională de pedologie, 4—11. IX. 1969 din România Ghidul excursilor, edita de Academia R. S. România.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1–4), pp. 367–374 (1973)

HIMANTOGLOSSUM (LOROGLOSSUM) HIRCINUM-CAPRINUM-CALCARATUM-AFFINE

H. SUNDERMANN

FUHLROTT – MUSEUM, WUPPERTAL

(Eingegangen: am 1. Jan. 1973)

The genus *Himantoglossum* is restrictfed to central Europe, the Mediterranean and Anterior Asia. *Himantoglossum* is related to *Orchis* delimitated however distinctly aganist this genus. From *Barlia* it differs on account of the number of its chromosomes.

It seems that within the genus the species *formosum* and *affine* are isolated against the others, whereas the taxa *hircinum*, *caprinum* and *calcaratum* are linked together by sliding transitions. Therefore they cannot be regarded as species.

All taxa of the genus *Himantoglossum* prefer calcareous and open places (do not grow in dense forests).

Die im europäisch- (vorderasiatisch-) mediterranen Florengebiet endemische Orchideengattung *Himantoglossum* Sprengel 1826 emend. W. D. Koch 1837 (= *Loroglossum* L. C. M. Richard 1817) ist von den übrigen Gattungen dieses Gebietes sehr gut abgegrenzt. Sie stellt ein durchaus scharf umrissenes Genus dar.

Die riemenförmige Verlängerung des Mittelappens der Lippe und die ungeteilte Klebdrüse unterscheidet sie von der Gattung *Orchis*, der sie morphologisch und zytotaxonomisch am nächsten steht. *Orchis* hat Chromosomenzahlen zwischen 2n = 32 und 2n = 42, *Himantoglossum* (zumindest *hircinum* und *affine*) 2n = 36. Trotz mancherlei Übereinstimmungen mit *Orchis* wird aber der Abstand zwischen beiden Gattungen durch die Tatsache unterstrichen, dass Bastardierungen zwischen ihnen kaum, wahrscheinlich garnicht vorkommen. Es wurde bisher nur eine Pflanze in Frankreich beobachtet, die als Kreuzung zwischen *Orchis simia* und *Himantoglossum hircinum* betrachtet wird (*Loroglorchis lacacei* G. Cam.), deren Diagnose aber keineswegs als gesichert anzusehen ist (vergl. Soó 1930/40 S. 117.).

Die Verwandschaft mit *Barlia*, die sowohl von SCHLECHTER (1918, 1928) als auch von NELSON (1968) besonders herausgestellt wird, scheint allein auf äusseren Merkmalen zu basieren, denn die Chromosomenzahl von *Barlia* mit 2n = 60 (STRÖHLEIN u. SUNDERMANN 1972) zeigt deutlich, dass *Barlia* sowohl von *Himantoglossum* als auch von *Orchis* genetisch isoliert ist. Bastarde zwischen *Barlia* und *Himantoglossum* bzw. *Orchis* wurden bisher nicht beobachtet.

Zur Taxonomie der Gattung ist zu bemerken, dass sie unter zwei Bezeichnungen in der Literatur geführt wird. Während NELSON (1968) den Namen

Loroglossum zur Konservierung vorschlägt, ist im Code of Botan. Nomencl. ed. 1972 in der Liste der nomina generica conservanda *Himantoglossum* gegenüber *Loroglossum* aufgeführt (p. 291).

Wenngleich die Selbständigkeit der Gattung nicht bestritten werden kann, so ist doch ihre Gliederung in Arten und Unterarten (bzw. Varietäten) durchaus kritisch zu bewerten. Bei vier massgeblichen Autoren finden wir die folgenden taxonomischen Unterteilungen:

Schlechter (1928): *Himantoglossum hircinum*, *H. carpinum*, *H. calcaratum* (1918 als var. zu *caprinum*), *H. bolleanum*, *H. affine*, *H. formosum.*

Camus (1929): *Loroglossum hircinum* mit den ssp. *caprinum* (mit var. *calcaratum*), *affine*, *bolleanum* und *formosum.*

Soó (1929 und 1930/40): *Himantoglossum hircinum* (mit ssp. *calcaratum*), *H. caprinum*, *H. affine*, *H. bolleanum*, *H. formosum.*

Nelson (1968): *Loroglossum hircinum* (mit var. *caprinum*), *L. calcaratum*, *L. affine*, *L. formosum.*

Diese Liste zeigt deutlich die unterschiedlichen Auffassungen und damit auch die Unsicherheit in der Abgrenzung der verschiedenen Sippen. Lediglich *Himantoglossum formosum* (Stev.) C. Koch ist von den übrigen durch Form und Anordnung der Blüten sowie durch seine geographische Isolation getrennt (vergl. die Verbreitungskarte bei Nelson 1968); sie stellt zweifellos eine selbständige Art dar.

Die beiden Sippen *H. bolleanum* und *H. affine* werden von Nelson (1968) als Synonyme zusammengefasst. Auch Schlechter (1928) äussert sich kritisch über den Status dieser beiden Sippen (S. 147): »Ich möchte aber nicht unerwähnt lassen, dass ich es nicht für unwahrscheinlich halte, dass das Studium reicheren Materials der beiden Arten ihre Vereinigung nötig machen dürfte«.

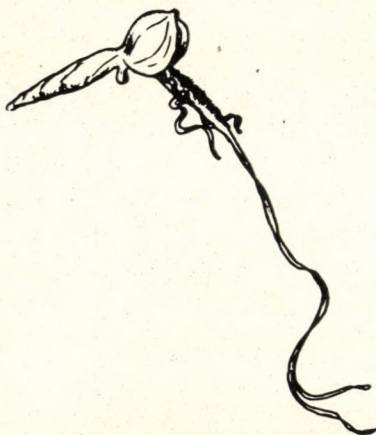



Abb. 1. H. hircinum ssp. *hircinum*, Istrien

Abb. 2. H. hircinum ssp. *caprinum*, Alexandropolis

Himantoglossum affine (Boiss.) Schlechter ist unter den für unsere Batrachtungen noch verbleibenden Sippen diejenige, die sich mit einiger Sicherheit aus dem Komplex *hircinum — carpinum — calcaratum — affine* ausklammern lässt. Sie ist durch den relativ kurzen und meist wenig gedrehten Mittellappen der Lippe, die ziemlich kurzen oder auch ganz fehlenden Seitenlappen, die zeichnungslose oder nur sehr schwach gezeichnete Lippenplatte, den ziemlich kräftigen Sporn und die sehr lockere Blütenähre ausgezeichnet. Schon diese Aufzählung zeigt, dass die kennzeichnenden Merkmale alle variabel sind. Diese Tatsache wird bestätigt durch Beobachtungen an einigen Pflanzen aus einer Population von Maraş (Südtürkei), von denen hier zwei Blüten wiedergegeben sind (vergl. z. B. die Länge der Seitenlappen). Zwar ist diese Pflanze durch ihren »Gesamteindruck« von *Himantoglossum hircinum* s. l. deutlich unterscheidbar, ob es sich jedoch um eine gut isolierte Sippe handelt, müsste durch weitere Beobachtungen in ihrem Verbreitungsgebiet bestätigt

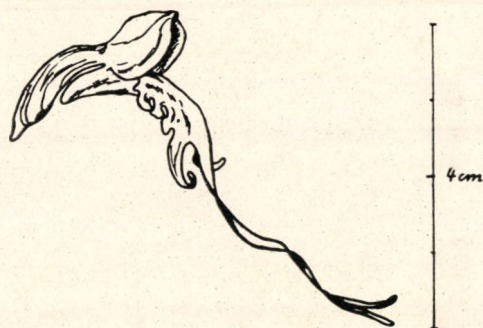



Abb. 3. H. hircinum ssp. *hircinum* (→calcaratum), Lovčen (Bucht von Kotor)

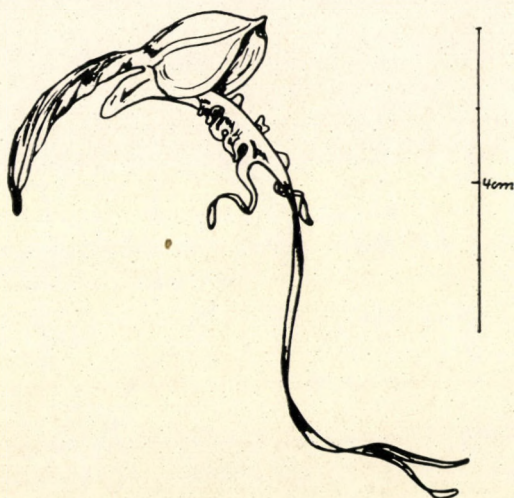



Abb. 4. H. hircinum ssp. *calcaratum*, Kačanik

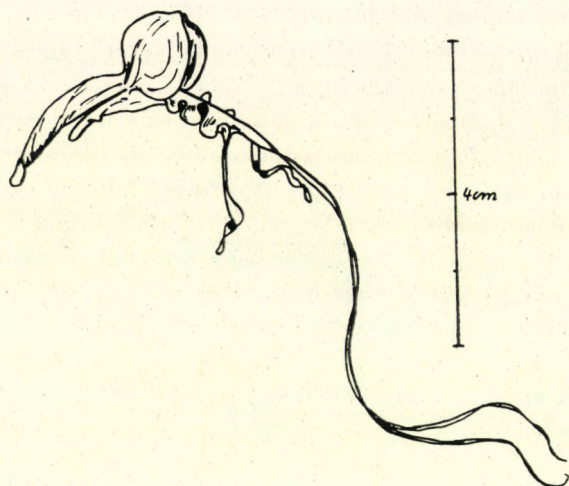



Abb. 5. H. hircinum ssp. *calcaratum*, Limtal

Abb. 6. H. affine, Maraş, 1. Pflanze

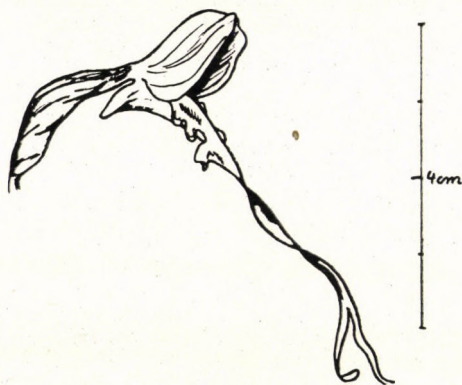



Abb. 7. H. affine, Maraş, 2. Pflanze

werden, das sich von der westlichen Türkei über das südliche Kleinasien bis nach Kurdistan (Irak) erstreckt. J. RENZ fand sie kürzlich auch im westlichen Persien (briefl. Mitteilung).

Die restlichen 3 Sippen *hircinum*, *caprinum* und *calcaratum* stehen dagegen in so enger verwandtschaftlicher Beziehung, dass man sie als Arten nicht voneinander unterscheiden kann. NELSON (1968) betrachtet *Himantoglossum* (*Loroglossum*) *calcaratum* als eine »gut umschriebene Art« ; er sieht in ihr zugleich den ursprünglichen Typus, also die Stammform der Gattung. Nach seiner Auffassung sind die übrigen Sippen der Gattung durch gleitende Merkmalsänderungen »von dem zentralen *L. calcaratum* abgeleitet«. *H. calcaratum* bewohnt das südöstliche Jugoslawien. Seine Blüte ist besonders durch den grossen Sepalhelm, den kräftigen, 8—12 mm langen Sporn, den stark verlängerten (75—100 mm) und tief gespaltenen (11—50 mm) Mittellappen und die stark verlängerten (12—22 mm) und an der Basis sehr breiten Seitenlappen ausgezeichnet. Die Blüten sowie auch Deckblätter und Teile des Stengels sind meist intensiv rot gefärbt bzw. purpurn überlaufen.

Kürzlich hat G. TAUBENHEIM (1972) über *H. calcaratum* berichtet. Er beobachtete etwa 130 blühende Pflanzen an verschiedenen Fundorten in Jugoslawien und kam zu dem Schluss, dass die Pflanzen in fast allen Merkmalen sehr variabel sind, ausgenommen Grösse der Blüten, Länge des Sporns und Form der Narbenhöhle.

Es stellt sich immer wieder die Frage, wieweit die relative Konstanz von einzelnen Merkmalen oder von Merkmalskomplexen in Teilpopulationen von Sippenaggregaten, wie zum Beispiel *Himantoglossum hircinum — caprinum — calcaratum*, zur Aufstellung selbständiger Arten berechtigt. Bei Arten, die ein grosses Areal bewohnen, sind die verschiedenen Allele eines Genus ungleichmässig verteilt, und es treten stets unterschiedlich strukturierte Teilpopulationen auf, die — sofern keine räumliche Isolation vorliegt — durch gleitende Übergänge miteinander verbunden sind (vergl. SUNDERMANN 1972a). Ausnahmen von dieser Regel machen nur solche Arten, deren Allelbestand durch strenge Auslese eingeschränkt ist, oder die sich apomiktisch bzw. autogam vermehren (wie z. B. *Ophrys apifera*, die nur Varietäten bildet, aber keine geographischen Rassen).

NELSON (1968) trägt diesem Umstand Rechnung, indem er einräumt, »dass in gewissen Zonen, die das *calcaratum*-Areal gürtelartig umgeben, Formen bekannt wurden, die sehr deutlich eine intermediäre Stellung zwischen den beiden Sippen einnehmen«. Gemeint sind *H. calcaratum* und *H. hircinum* s. str. Diese Übergangsformen stellt Nelson zu *H. hircinum* var. *caprinum*. Die Einordnung dieser Sippe ist zweifellos richtig. Sie schliesst sich geographisch an das Areal von *calcaratum* besonders nach Süden und Osten hin an. Allerdings ist es nicht berechtigt, sie als Varietät aufzufassen (was bei NELSON teilweise auch unter Anwendung eines? geschieht), weil sie immerhin einen

geographisch umschriebenen Raum besiedelt, in dem *H. hircinum* s. str. und auch *H. calcaratum* wahrscheinlich nicht vertreten sind. Über das Vorkommen von *H. calcaratum* in der nördlichen Türkei, also im Areal von *caprinum*, berichtet VÖTH (1970). Es gibt ausser der Höhe der Pflanzen (fast 100 cm)

Blütenmorphologische Daten von 7 Exemplaren. Fundorte aus dem Osten des Areals von Himantoglossum, geordnet von Osten nach Westen

Fundort	1	2	3	4	Färbung
Maraş, Türkei					
1 1. Pflanze	5	40	5	5	—
2 2. Pflanze	6	50	10	0—2*	—
3 Alexandropolis, Griechenland	5	55	15	15	+
4 Kačanik, Jugoslawien	7	80	18	20	+
5 Limtal Jugoslawien	10	73	30	15	—
6 Lovčen, Jugoslawien	7	42	10	10	—
7 Istrien, Jugoslawien	2.5	50	20	10	+

1 = Länge des Sporns (gemessen vom oberen Ansatz bis zur Spitze)
2 = Länge des »Riemens« (freier Teil des Mittellappens)
3 = Länge des Mittellappenspaltes
4 = Länge der Seitenlappen * = bei drei Blüten gemessen
} in mm
Färbung der Blüten: + = intensiv rot überlaufen
— = blass, grünlich bzw. bräunlich
Nr. 1 und 2 gehören zu *affine*, Nr. 3 zu *caprinum*, Nr. 4 und 5 zu *calcaratum*, Nr. 6 zeigt Merkmale von *calcaratum* und *hircinum* s. str. und Nr. 7 gehört trotz der tiefen Spaltung des Mittellappens und der intensiven Rotfärbung der Blüten wohl eindeutig zu *hircinum* s. str.

keine Masse für die Blütenteile an, so dass nicht sicher beurteilt werden kann, ob es sich hier nicht um besonders kräftig entwickelte Individuen der *caprinum*-Sippe handelt, bei der ebenfalls Exemplare mit intensiv rot gefärbten Blüten auftreten (vergl. Nr. 3 in der folgenden Tabelle).

Die folgende Tabelle enthält einige Blütenmasse von 7 Exemplaren, die aus 6 Teilpopulationen als Stichproben entnommen wurden. Es wurde keine gezielte Auswahl getroffen, um die »Wertigkeit« jener Merkmale zu verdeutlichen, die für die Abgrenzung der verschiedenen Sippen eines Verwandtschaftskreises herangezogen werden. Wenn hier nur einzelne Exemplare für den Vergleich verwendet werden, so ist diese Verfahren durchaus legitim, weil in der botanischen Praxis bei der Beschreibung neuer Arten und Unterarten ebenfalls einzelne Typusexemplare zugrunde gelegt werden.

Diese Zusammenstellung — ergänzt durch die Beobachtungen von VÖTH (1970) — zeigt deutlich die Streuung der Merkmale. So treten die für *H. calcaratum* als typisch angesehenen Kennzeichen langer Sporn, grosse Blüten, extreme Spaltung des Mittellappens und intensive Färbung auch

in solchen Teilpopulationen auf, die anderen Sippen zugerechnet werden. Umgekehrt fehlt ein Teil dieser Merkmale auch bei *calcaratum* (vergl. TAUBENHEIM 1972). Die Gattung *Himantoglossum* weist demnach nur 3 Sippen (-komplexe) auf, die als Arten betrachtet werden können: *H. hircinum*, *H. affine* und *H. formosum*. Daraus ergibt sich die folgende Gliederung der Gattung:

1. *Himantoglossum hircinum* (L.) Spr.
   a) ssp. *hircinum*
   b) ssp. *caprinum* (Spr. Syst. III. 694, 1826 p. sp.) Sunderm. comb. nova
   c) ssp. *calcaratum* (Beck) Soó
2. *Himantoglossum affine* (Boiss.) Schlecht. [Syn.: *H. bolleanum* (Siehe) Schlecht]
3. *Himantoglossum formosum* (Stev.) C. Koch

Die oben aufgeführten Subspezies sind zwar durch Übergänge miteinander verbunden, sie lassen sich aber geographisch einigermassen gegeneinander abgrenzen, was aus der Monographie von NELSON (1968) deutlich hervorgeht. Nelson macht übrigens bezüglich des von ihm vertretenen Artranges für *H. calcaratum* selbst die kritische Einschränkung, dass »... angesichts der vorkommenden Übergänge zumindest zwischen *L. calcaratum* und *L. hircinum* eine absolut gültige Definition der Merkmalscharakteristika auf Schwierigkeiten stösst.«

Zur Ökologie der Gattung ist zu bemerken, dass wohl alle Arten offenes, teilweise buschreiches Gelände bevorzugen und den geschlossenen Wald meiden. Sie treten meist in vereinzelten Exemplaren, fast niemals in dichten Beständen auf (im Gegensatz zu manchen Arten z. B. von *Ophrys*, *Orchis* und *Dactylorhiza*). Sie besiedeln trockene bis halbtrockene Standorte (*H. hircinum* ist Charakterart des *Mesobrometum typicum*), im Mediterrangebiet treten sie nur in der collinen oder montanen Stufe auf. Ihr Vorkommen ist ganz offensichtlich an Kalkböden gebunden. Von 26 Standorten, auf denen *Himantoglossum* (*hircinum calcaratum*, *caprinum*, *affine*) vorkommt, untersuchte ich Bodenproben, deren pH-Werte alle zwischen 7,2 und 8,5 liegen. Dieses Ergebnis lässt darauf schliessen, dass *Himantoglossum* solche Böden bevorzugt (oder gar ausschliesslich besiedelt), die einen Überschuss an Kalk oder anderen basischen bzw. neutralisierenden Substanzen enthalten.

Das Material von *H. hircinum* ssp. *calcaratum* verdanke ich Herrn G. TAUBENHEIM. Die übrigen Pflanzen wurden auf einer Studienreise in die Türkei (Griechenland und Jugoslawien) gesammelt. Für die Unterstützung dieses Unternehmens danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Die Zeichnungen wurden von Fräulein BÄRBEL de GREEFF nach konserviertem Material angefertigt; sie führte auch die Vermessung der Blüten durch.

LITERATUR

1. CAMUS, E. G. et A. (1929): Iconographie des Orchidées d'Europe et du Bassin mèditerranéen; Paris.
2. NELSON, E. (1968): Monographie und Ikonographie der Orchideengattungen Serapias, Aceras, Loroglossum, Barlia. Chernex-Montreux.
3. SCHLECHTER, R. (1918): Mitteilungen über einige europäische und mediterrane Orchideen I; Feddes Rep. spec. nov. I, 273—288.
4. SCHLECHTER—KELLER—SOÓ (1928): Monographie und Ikonographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes, Bd. I; Berlin.
5. SOÓ, R. v. (1929): Revision der Orchideen Südosteuropas und Südwestasiens. Bot. Arch. **23,** 1—196.
6. SOÓ, R. v. (et KELLER, G.) (1930—1940): Kritische Monographie, enthaltend die Beschreibung der Arten und Unterarten, Rassen, Varietäten, Formen und Bastarde, nebst Literaturangaben und biologischen Anmerkungen; Bd. II. Berlin.*
7. STRÖHLEIN, H. — SUNDERMANN, H. u. (1972): Chromosomenzahlen bei Erdorchideen. Ein historischer Überblick und Mitteilung neuer Ergebnisse. JBer. Naturw. Verein Wuppertal **25,** 75—80. und Sonderheft »Die Orchidee«.
8. SUNDERMANN, H. (1972a): Bemerkungen zur Variabilität in der Gattung Orchis; ibid. 81—86.
9. SUNDERMANN, H. (1972b): Loroglossum affine (= Himantoglossum bolleanum). Kurze Notiz mit Abbildung. Die Orchidee **23,** 208—209.
10. TAUBENHEIM, G. (1972): Über das Vorkommen von Loroglossum calcaratum (Beck) Beck in Jugoslawien; Die Orchidee **23,** 209—211.
11. VÖTH, W. (1970): Loroglossum (Himantoglossum) calcaratum in der Türkei. Die Orchidee **21,** 179—180.

* Anm. Der unveränderte Neudruck mit Beiträgen von H. SUNDERMANN, R. v. SOÓ u. E. PEITZ erschien 1972 (Königstein/Taunus/BRD).

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4) pp. 375—378 (1973)

NEUE DATEN ÜBER DIE ORCHIDEEN-VERBREITUNG IM ÄUSSERSTEN NORDEN EURASIENS

Von

A. I. TOLMATSCHEW

(Eingegangen: am 1. Januar 1973)

The arctic flora is very poor in orchids; they represent recent invaders in the authors opinion. Distribution data on *Listera cordata, Goodyera repens, Dactylorhyza maculata, D. traunsteineri, Lysiella obtusa* (*L. oligantha*!), and the synecology of *Corallorhyiza trifida* and *Coenoglossum viride* are given.

Unter den im allgemeinen artenreichen Angiospermenfamilien nehmen die Orchidaceen im Bereich der arktischen Flora eine ausgesprochen bescheidene Position ein. Im bedeutenden Teil des arktischen Raumes fehlen sie vollkommen. Näher zur nördlichen Waldgrenze erscheinen einzelne Vertreter der Familie, die immer eine weitere Verbreitung ausserhalb der Arktis haben. In ihrer Verbreitung mehr oder weniger verschieden, können doch alle diese Arten als Vertreter des borealen Elementes der arktischen Flora betrachtet werden: der »Schwerpunkt« ihrer Verbreitung liegt immer innerhalb der nördlichen Nadelwaldzone.

Die Mehrzahl der in der Arktis vorkommenden Orchideen kommt nur an der Peripherie des arktischen Gebietes vor. Auf alle Fälle sind ihre arktischen Standorte nicht spezifisch arktisch: da man die ziemlich weit nach Norden vordringenden Arten kaum als echte Tundrapflanzen betrachten kann.

In systematischer Hinsicht sind alle in der Arktis vorkommenden Orchideen durch dieselben Formen vertreten wie im borealen Florengebiet — ihrer eigentlichen Heimat. Spezifisch arktische Orchideenarten oder -varietäten sind nicht vorhanden, was — ebenso wie das Fehlen engeren Beziehungen mit typisch arktischen Phytozönosen — wohl auf die Wahrscheinlichkeit nur relativ neuer Verbindungen mit dem arktischen Terrain zeigt.

Vom weiteren ökologischen Standpunkt aus betrachtet, sind alle in der Arktis vorkommenden Orchideen als Pflanzen des mässig kalten Klimas anzusehen. Sie sind für unter der strengeren Bedingungen der kälteren Saison empfindlich. Als dessen Folge dringen ziemlich viele Orchideenarten in höhere Breiten nur in Fennoskandia ein, wo die mässige Winterkälte in Verbindung mit einer bedeutenden Schneedecke die nötigen Bedingungen für ihr Überleben schaffen.

Werfen wir unseren Blick auf die Verbreitungsdaten, die in der 4. Lieferung unserer »Flora arctica« angegeben sind, so sehen wir, dass die Mehrzahl der der Arktis überhaupt nicht fremden Orchideen innerhalb unseres Gebietes nur im extremen Nordwesten (Murmanische Küste, Finnmarken usw., vorkommen, aber im weiten Raum zwischen dem Weissen Meer und der Beringstrasse durch die nördlichen Ausläufer die Grenze des Arktischen Gebietes nicht erreichen. Unter den Orchideen, deren Vorkommen auch in etwas kontinentaleren Gegenden der Tundrazone angedeutet ist, kommt *Listera cordata* nahe des Petschora-Unterlaufes unter einem Weidengebüsch mit Moosteppich in Beziehungen, die ihren typischen Taigastandorten ähnlich sind, vor. Die in Nordsibirien viel weiter verbreitete *Goodyera repens* wird in der Nähe ihrer nördlichen Arealgrenze nur an vermoosten Waldstandorten beobachtet, obwohl ihre Verbreitung im Chatangabecken sehr hohe Breiten (Nahezu 72 °N) erreicht. Die Angaben über das Vorkommen einiger *Dactylorhyza*-Arten (*D. maculata*, *D. traunsteineri*) in der Arktis sind in Beziehung auf Arktisch-Fennoskandia (Einschl. Murman) sicher; für südlichere Gegenden der Kaninhalbinsel und der Grossenlandtundra sind die betreffenden Angaben zweifelhaft. In allen Fällen handelt es sich um Vorkommen auf einem vermoosten Terrain. In Sibirien ist *D. maculata* am Chantaikasee unter etwa $68^{1/2}$ ON, aber in einer bewaldeten Gegend, angetroffen worden. Ein interessantes Gegenstück zu den Verbreitungsdaten aus Nordwesteuropa stellen einige Angaben dar, die sich auf den äussersten Nordosten Asiens beziehen. So ist das Vorkommen von *Lysiella obtusata* nahe der Anadyr-Mündung und von *Coleoglossum bracteatum* im Südosten der Tschuktschenhalbinsel, an den thermischen Tschaplinquellen. Im letzten Falle handelt es sich um einen Platz, dessen Boden durch das Wasser der genannten Quellen erwärmt ist. Beim Betrachten der Verbreitung der Orchideen im fernen Norden verdienen die Daten über zwei Arten einer näheren Prüfung. Es handelt sich nämlich um *Corallorhiza trifida* Chatel. und um *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. Die Verbreitung der beiden war in unserer »Flora arctica« genau beschrieben und durch Arealkarten (Karte 30 — S. 77, und Karte 31 — S. 81) veranschaulicht. Neue — seit 1963 — erhaltene Daten gestatten jetzt, die angegebene Charakteristik etwas zu vervollkommen. Bedeutendste Vervollkommungen beziehen sich auf das Raum östlich des Jenissei-Unterlaufes und auf das Tschuktschenland. *Corallorhiza trifida* ist im Transjenisseigelände am Unterlauf der Pjasina, in der Umgebung der kleinen Siedlung Tareja (Etwa 73° 16′ N) gesammelt worden. Sie kommt auch an mehreren Stellen des Chatanga-Flussgebietes vor, so in der »Waldinsel« Ary-Mass am Fluss Nowaja (72° 25′ N), bei Shdanicha am rechten Ufer des Chatanga (72° 11′ N), am Fluss Sacharowa-Rassocha, nördlich der Nowaja-Mündung (72° 42′ N). Die hier angeführten Standorte stellen die nördlichste Orchideenvorkommen dar. Im Tschuktschenland ist *C. trifida* kürzlich im Tal des Tschulek-Flusses (Zufluss des Tschaun) und im

Anguema-Flussgebiet, also nördlich der Hauptwasserscheide des Landes, obwohl nicht in unmittelbarer Nähe der Eismeerküste, gesammelt worden. Zur ökologischen Charakteristik von *C. trifida* geben die neuen geographischen Angaben kaum etwas neues. Es ist eine Pflanze unter mitteldichten Weidenbeständen, verbunden mit drainierten, an organischen Resten reichen, nicht rasenbedeckten Boden, der im Winter reichlich schneebedeckten Orten. Sie kommt entweder vereinzelt oder in kleinen spärlichen Gruppen vor. *Coeloglossum viride* kommt meistens an mässig geneigten, offenen, keinen dichten Rasen tragenden grasigen Orten, bis weilen auch unter lockerem Weidengebüsch vor. Die Verbreitungscharakteristik, von uns auf S. 80—81 der »Flora arctica« gegeben, behält ihre Bedeutung für den Hauptteil des nördlichen Arealsaumes. Im äussersten Nordosten Asiens wird sie durch neue Angaben über das Vorkommen der Art südlich der Tschaun-Bay, an mehreren Orten am Nordgestade des sog. Anadyrgolfes und längs der Ostküste der Tschuktschenhalbinsel bestätigt. Für die letzte wird das häufigere Vorkommen der Art an kalkreichen Stellen angedeutet.

Die oben angeführten Angaben über die Orchideenverbreitung im äusseren Norden Eurasiens wurden als Resultat einer umfangreichen Reihe floristischer Forschungen meiner jüngeren Kollegen erhalten. Die allgemeine Vorstellung über die Verbreitung der Vertreter der Familie in unserem hochnordischen Terrain ist durch neue Daten nur unbedeutend verändert. Es ist aber ein etwas weiteres Vordringen nach Norden einiger Arten zu unterstreichen, aber auch dass die Vorstellung von ihrer Seltenheit an der nördlichen Arealgrenze etwas übertrieben war. Die typisch boreale Natur der am weitesten nach Norden vordringenden Arten bleibt ausser Zweifel. Und wie in Verbindung mit dem Fehlen speziell an arktische Bedingungen angepasster geographischer Arten so wie von für die Tundrazone spezifischen Standortsbeziehungen gesagt wurde kann nur einer ziemlich junge Bindung der der Arktis nicht fremden Orchideen mit den unserem Gebiet eigenen ökologischen Umständen angenommen werden. Es scheint aber wahrscheinlich, dass die Orchideen in der Arktis als ziemlich moderne Einsiedler betrachtet werden können. Ihr Vordringen nach Norden könnte zeitlich mit jener Phase des Holozän zusammenfallen, die sich durch eine Erweiterung von Nadelwälder und von höheren Gebüschformationen in der Übergangszone zwischen Taiga und Tundra ausdrückte und viele Spuren im floristischen Bestand der mässigeren Tundragegenden hinterlassen hat. Spuren älterer Verbindungen zwischen den Arten der nördlichsten Vertretern der Orchideenfamilie und der eigentlich arktischen Existenzbedingungen ersehen wir in ihrer Morphologie und Ökologie wie im Charakter ihrer heutigen geographischen Verbreitung nicht.

SCHRIFTTUM

1. NEVSKI, S. (1935): Orchidaceae. In: Fl. SSSR. IV.
2. SOÓ, R. (1969): A short survey of the Orchids of the Sowjet Union. Ann. Univ. Budapest. Sect. Biol. **11**, (1963) 53–74.
3. TOLMATSCHEW A. I. (1963): Arktitscheskaja Flora IV.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 379—384 (1973)

VORSCHLAG ZUR AUFNAHME VON GESELLSCHAFTSKOMPLEXEN IN POTENTIELL NATÜRLICHEN VEGETATIONSGEBIETEN

Von

R. Tüxen

ARBEITEN AUS DER ARBEITSSTELLE FÜR THEORETISCHE UND ANGEWANDTE PFLANZENSOZIOLOGIE 115 (TODENMANN)

(Eingegangen: am 5. September 1973)

A discussion of survey methods of association complexes in potencially natural vegetation areas. The potencially natural plant cover is the totality of natural associations, from the pioneer to the terminnl associations, in other words, the totality of climax complexes. Such surveys include alliances, associations, subassociations and even fragments. The extension of associations is designated by a scale of r, +, 1—5 symbols (see p. 382). The peper submits some examples referring to the survey of the vegetation complex of certain areas. The method raises the level of the phytosociological investigation of the field.

Die potentiell natürliche Vegetation eines Landes umfasst die Summe aller natürlichen Gesellschaften von den Pionier- bis zu den Schlussgesellschaften. Sie ist also nichts anderes als die Summe der Klimax-Komplexe (Braun-Blanquet et Pavillard 1928, p. 16). Sie umfasst aber mehr als die Klimax-Gesellschaften und ist zugleich weniger hypothetisch als diese.

Schon vor zwei Jahrzehnten haben wir nach unserer damaligen Erfahrung versucht die verschiedenen Pflanzengesellschaften in 8 natürlichen Vegetationsgebieten NW-Deutschlands zusammenzustellen (Tüxen 1956, 1957). Dabei ergaben sich Gruppen von Charakter-sowie Differential-Gesellschaften für jedes dieser Gebiete, die neben den herrschenden Gesellschaften zu ihrem Erkennen und zu ihrer Begrenzung besonders geeignet sind, während andere in mehreren Gebieten zugleich oder sogar in fast allen vorkommen (vgl. Schmithüsen 1968, p. 303). Diese können als Begleitgesellschaften bezeichnet werden. Sie werden vor allem durch Wasser- und Ersatzgesellschaften 3. Grades gebildet.

J. Schmithüsen regte an, die qualitativen aus dem Gedächtnis nach allgemeiner Erfahrung aufgestellten Listen durch induktiv gewonnene Gelände-»Aufnahmen« der in genügend grossen Ausschnitten bestimmter einheitlicher Vegetationslandschaften vorkommenden Gesellschaften zu vertiefen, zu sichern und zugleich qualitativ auszubauen. Wir haben diesen Vorschlag gern aufgegriffen und seit mehr als 10 Jahren in verschiedenen Vegetationsgebieten solche Aufnahmen gemacht. Ihre Zusammenstellung ergab so ermutigende Ergebnisse, dass wir diese Aufnahmen von linearen Transekten oder flächenhaften Ausschnitten fortgesetzt und neuerdings auch manche Freunde dazu angeregt haben. Wir dürfen Ergebnisse aus verschiedenen Teilen Europas und vielleicht

anderen Ländern erwarten, die beim nächsten Symposion der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde in Rinteln (1974) verglichen, diskutiert und weiterentwickelt werden sollen.

Wenn auch unsere Methode noch keineswegs ausgereift ist, und sicherlich in mancher Hinsicht als verbesserungswürdig sich erweisen wird, so möchten wir sie doch hier kurz in groben Zügen darstellen, um weitere Anregungen zu empfangen.

Die erste Voraussetzung für die Aufnahme der Gesellschaftsgruppe einer Gegend, ihres ‚landschaftlichen Vegetationskomplexes' (SCHMITHÜSEN 1968, p. 303), ist die ausreichende Homogenität der zu untersuchenden Fläche. Man kann dabei verschiedene Stufen unterscheiden: Entweder nimmt man nur solche Flächen auf, in denen eine einzige potentiell natürliche Assoziation (oder gar nur Subassoziation) vorkommt. Dann werden diese — wenn noch vorhanden — und ihre Ersatzgesellschaften (verschiedenen Grades) notiert. Schon geringe natürliche Standesunterschiede bedingen verschiedene Subassoziationen der potentiell natürlichen Assoziationen mit abweichenden Ersatzgesellschaften. (In der Aufnahme einer Pflanzengesellschaft entsprechen diese Unterschiede ihren durch Trennarten oder verschiedene Dominanten gekennzeichneten Varianten oder Fazies.)

In manchen Gebieten ist der Wechsel der (potentiell) natürlichen Assoziationen (oder Subassoziationen) kleinräumig und zugleich so gesetzmässig, dass eine Aufspaltung in Einzel-Gebiete jeweils einer einzigen natürlichen Assoziation (oder Subassoziation) nicht ratsam erscheint.

So sollten das Dünen-Gebiet des *Salicion arenariae* mit seinen trockenen, feuchten und nassen Tälern und ihren Gesellschaften, die Salzwiesen an der Küste mit Einschluss der in natürlichen (oder künstlichen) Vertiefungen wachsenden *Salicornia-*, *Suaeda-*, *Bolboschoenus maritimus*-Gesellschaften oder ein *Alnetum glutinosae*-Flachmoor nicht ohne die darin vorkommenden offenen natürlichen (oder künstlichen) Gewässer aufgenommen werden. Ein mit Buchenwäldern bedeckter Bergzug etwa im Jura enthält in enger Verzahnung mit den *Fagion*-Assoziationen an Felswänden wachsende *Sesleria-* und *Berberidion-*, auf sonnigen Schutthalden thermophile *Acer-*, *Tilia platyphyllos*- und in Schluchten *Acer-Ulmus-Fraxinus-*, ebenso wie Felsspalten- und quell- und bachbegleitende Gesellschaften.

Zu jedem natürlichen Vegetationsgebiet gehören auch eingesprengte Kontakt-Standorte und -Gesellschaften, die bei einem kleineren Masstab nicht von dem Gebiet der herrschenden potentiell natürlichen Gesellschaft und ihrer Ersatzgesellschaften abgetrennt werden können: Im Bereich des *Calamagrosti villosae-Piceetum* wären auch die Hochmoore, die Quellen und Bäche begleitenden, sowie die Felsen bewohnenden Gesellschaften mit aufzunehmen. In der *Querco-Carpinetum*-Landschaft können ebenso wenig die hier vorhandenen natürlichen oder künstlichen stehenden Gewässer und ihre Ver-

landungszonierung wie die Bäche und die sie begleitenden Wasser-, Saum-, Mantel- und Auwald-Gesellschaften ausgelassen werden. In Grenzgebieten greifen ja die Vegetationseinheiten der Nachbarlandschaft weit in den zu untersuchenden Vegetationskomplex hinein. So kommen die Charakter-Gesellschaften der im norddeutschen Flachland sehr breit entwickelten selbständigen *Fraxino-Ulmetum*-Landschaft an den schwächer oder stärker eingetieften Bächen im Gebiet der *Querco-Carpinetum*-Landschaft bis an die untere Grenze der *Fagion*-Stufe vor und können hier als wichtige Grenz-Indikatoren benutzt werden.

Die hier kleinräumig punkt- oder linienförmig eingesprengten Gesellschaften und ihre Komplexe, die in anderen benachbarten Vegetationsgebieten grossflächiger entwickelt und für diese kennzeichnend sind, entsprechen als Differential-Gesellschaften den Trennarten einer Subassoziation, die aus benachbarten Assoziationen in einen Teilbereich einer anderen übergreifen.

In einer soziologischen Aufnahme einer Pflanzengesellschaft werden die Arten notiert. In der Aufnahme einer homogenen potentiell natürlichen Landschaft nimmt man die Pflanzengesellschaften (Subassoziationen, Assoziationen, Verbände) auf, um die Gesellschaftskomplexe zu finden.

Die zu fordernde Homogenität der Aufnahmefläche hängt also gewissermassen von dem zugrunde gelegten Masstab der Aufnahme und von der Integrationsstufe der Gesellschaften ab.

Man kann in der Integration der aufzunehmenden Einheiten eine noch höhere Stufe erreichen, indem die Assoziationskomplexe d. h. die potentiell natürlichen Vegetationsgebiete mit ihrem gesamten Gesellschafts-Inventar als Grundeinheiten benutzt werden, wie das folgende Schema zeigt:

Synthese

	Grundeinheiten
Arten	Assoziation (z. B. *Arrhenatheretum*, *Puccinellietum maritimae*, *Luzulo-Fagetum*). Die Assoziation wird — wie üblich — durch die Tabelle ihrer Arten gekennzeichnet, aus der Menge, Stetigkeit und Treue der Arten hervorgehen.
Gesellschaften	Vegetationskomplex (potentiell natürliches Vegetationsgebiet (z. B. *Querco-Carpinetum*, *Fagion*, *Piceetum*-Gebiet). Jeder Vegetationskomplex wird durch eine Tabelle der hier vorkommenden Gesellschaften belegt. Sie zeigt Kenn-, Trenn- und Begleitgesellschaften nach Ausdehnung, Stetigkeit und Treue.

Vegetationskomplexe	‚Fliesengefüge' sensu SCHMITHÜSEN (z. B. *Fagion*-Stufe Mitteleuropas, atlantische *Quercion roboripetraeae*- oder kontinentale *Pinion sylvestris*-Altmoränenlandschaften des nördlichen Mitteleuropas).

Diese Integrationsstufen werden nur nacheinander zu erreichen sein. SCHMITHÜSEN (1968, p. 306 ff.) hat Richtlinien für eine Hierarchie weiterer Stufen (Wuchsdistrikt, Vegetationsbezirk, Vegetationsprovinz, Vegetationskreis oder Vegetationsregion, Vegetationsreich) entwickelt.

Eine wichtige Voraussetzung für die Aufnahme des Gesellschaftsinventars eines Gebietes ist die Berücksichtigung eines genügend grossen Ausschnittes, des Minimum-Areals, das empirisch für jedes Gebiet bestimmt werden muss.

Die notwendige Grundbedingung für eine Aufnahme aller Gesellschaften eines Vegetationsgebietes ist ihre genaue Kenntnis. Hier gelten die entsprechenden Voraussetzungen wie für die Arten in der floristischen Aufnahme eines Bestandes: Man muss nicht nur voll entwickelte Gesellschaftsbestände in allen ihren Aspekten und Phasen, sondern auch Fragmente von Gesellschaften syntaxonomisch ansprechen können. Je nach der Zielsetzung der Untersuchung und nach der Ausbildung der Gesellschaften können Subassoziationen, Assoziationen oder nur Verbände (Ordnungen) notiert werden.

- r selten (kein nennenswerter Flächenanteil)
- + punktförmig, mehrfach (Flächenanteil sehr gering)
- 1 linear, kleinflächig oder punktförmig, häufiger, jedoch nicht geschlossen ($>5\%$)
- 2 linear-geschlossen, bandartig oder kleinflächig häufig (5—25%)
- 3 flächig, häufig eingestreut (25—50%)
- 4 grossflächig, häufig (50—75%)
- 5 grossflächig geschlossen ($<75\%$)

Die Technik der Aufnahme ist sehr einfach. Man geht eine ausreichend lange Strecke oder eine genügend grosse Fläche ab, und schreibt alle Gesellschaften, die hier vorkommen, in Form einer Liste auf. Man kann ihre strukturelle Eigenart und ihre flächenhaftige Ausdehnung nach einem gemeinsam mit

1. 10.8.73 *Betulo-Quercetum roboris*-Gebiet bei Steyerberg, Kr. Nienburg

- 4 *Pinus silvestris*-(Ei-Bi)-Forstgesellschaft
- 2 *Genisto-Callunetum*
- 3 *Epilobium angustifolium-Senecio silvaticus*-Ass.
- +° *Betulo-Quercetum roboris* (fragm.)
- 2 *Teesdalio nudicaulis-Arnoseretum minimae*
- + *Tanaceto-Artemisietum vulgaris*
- + *Panicum crus galli-Spergula arvense*-Ass.
- 1 *Panicum ischaemum*-Ass.
- r° *Hieracium lachenalii*-Saum-Ges.
- + *Thero-Airion*
- r *Spergulo vernalis-Corynephoretum canescentis*
- r *Agrostietum coarctatae*
- 2 *Holcus mollis*-Stadium

2. 23.7.73 *Querco-Carpinetum luzuletosum*-Gebiet auf dem Taubenberg sö Rinteln, 2000 × 50 m gemeinsam mit J.-M. GÉHU

- 1 *Lolio-Plantaginetum*
- + *Matricario-Polygonetum aequalis*
- + *Tanaceto-Artemisietum vulgaris*
- 2 *Lolio-Cynosuretum*
- +° *Genista tinctoria*-Rasen (+ *Calluna*)
- + *Torilis japonica*-Ass.

2 *Epilobium angustifolium-Rubus idaeus*-Ges.
+ *Teucrium scorodonia*-Saumgesellschaft
2 *Sambucus racemosa-Rubus gratus*-Ass.
5 *Alchemillo arvensis-Matricarietum chamomillae*
+ *Aegopodium podagraria — Urtica dioica*-Ass.
+ *Alliario-Chaerophylletum temulae*
+ *Carpino-Prunetum*
1° *Arrhenatheretum elatioris* (fragm.)
+ *Querco-Carpinetum* (fragm.)
r *Veronico-Fumarietum officinalis* (fragm.)
+ *Trifolium medium*-Saum-Gesellschaft
r° *Agropyro-Rumicion*-Ges. (fragm.)

3. 28.7.73. *Fraxino-Ulmetum*-Gebiet bei Varenholz sw Rinteln

1 *Polygonum brittingeri-Chenopodium rubrum*-Ass.
1 *Phalaridetum arundinaceae*
1 *Juncetum compressi*
2 *Rumex crispus-Alopecurus geniculatus*-Ass.
+ *Potentillo-Festucetum arundinaceae*
1 *Lolio-Plantaginetum*
2 *Tanaceto-Artemisietum vulgaris*
1 *Matricario-Polygonetum aequalis*
2 *Arrhenatheretum elatioris*
+° *Salicetum triandro viminalis*
+ *Chaerophyllum bulbosum-Carduus crispus*-Ass.
r° *Carpino-Prunetum*
1 *Aegopodium podagria-Urtica dioica*-Ass.
4 *Alchemillo arvensis-Matricarietum chamomillae*
3 *Veronico Fumarietum officinale*
+° *Fraxino-Ulmetum* (fragm.)

Herrn K. H. Hülbusch aufgestellten und erprobten Schema in folgender Weise ausdrücken:

Fragmentarische Ausbildung einer Gesellschaft kann mit ° gekennzeichnet werden, soweit man nicht die Angabe des Verbandes (oder der Ordnung) vorzieht.

Wir sehen noch davon ab, Tabellen von Gesellschaftskomplexen aus den bisher untersuchten Vegetationsgebieten mitzuteilen, sondern beschränken uns auf die Wiedergabe von drei Einzelaufnahmen.

Die Zusammenstellung der Aufnahmen (Transekte) zu Tabellen erfolgt nach den gleichen Gesichtspunkten wie die Ordnung einer pflanzensoziologischen Gesellschaftstabelle. Der Vergleich mehrerer natürlicher Vegetationsgebiete in einer Tabelle ergibt automatisch die Kenn- und Trenn- (Charakter- und Differential-)Gesellschaften in jeder Landschaft und damit die diagnostisch so wichtigen Einheiten für die Erkennung dieser Gebiete. Es sei jedoch ausdrücklich bemerkt, dass darüber hinaus noch eine Reihe anderer Gesichtspunkte dafür in Frage kommt, die wir früher (Tüxen 1956, 1957) ausführlich dargelegt haben.

Mit dieser Methode wird sozusagen die bisherige pflanzensoziologische Untersuchung eines Geländes auf eine höhere Stufe gehoben, in dem statt der Arten, die sich zu Gesellschaften zusammenfinden, hier die Pflanzenassoziationen (Subassoziationen oder Verbände, Ordnungen, Klassen) als die entsprechenden Einheiten verwendet werden. Die Tabellen der Vergesellschaftung von Pflanzengesellschaften verschiedener Ranghöhe (Gesellschaftskomplexe) erlauben in einer weit konzentrierteren Form die vegetationskundliche Kennzeichnung, den Vergleich und die Auswertung der Pflanzendecke von Gebieten nach verschiedenen Gesichtspunkten und in jedem gewünschten Masstab.

Diese Methode sollte, in einem Lande wie Ungarn, in dem der verehrte Jubilar so lange erfolgreich grundlegend gewirkt hat, leicht und mit grösstem Gewinn angewendet werden können.

LITERATUR

1. BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. Wien, New York. 865 pp.
2. BRAUN-BLANQUET, J. et PAVILLARD, J. (1928): Vocabulaire de sociologie végétale. 3. Ed. Montpellier. 23 pp.
3. SCHMITHÜSEN, J. (1968): Allgemeine Vegetationsgeographie. 3. Aufl. In; OBST, E. u. SCHMITHÜSEN, J. (Edit.): Lehrbuch der Allgemeinen Geographie 4. Berlin. 463 pp.
4. TÜXEN, R. (1956): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. Angewandte Pflanzensoziologie **13**, 5—42, Stolzenau/Weser.
5. TÜXEN, R. (1957): Dsgl. (erweiterte Fassung). Ber. z. dt. Landeskunde **19** (2), Remagen.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4) pp. 385—391 (1973)

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER SIPPENSTRUKTUR DER GATTUNGEN BOCCONIA L. UND MACLEAYA R. BR. (PAPAVERACEAE)

Von

W. VENT

MUSEUM FÜR NATURKUNDE, HUMBOLDT-UNIV., BERLIN

(Eingegangen: 16. Juni 1973)

B. frutescens L., *M. cordata* R. Br., and *M. Microcarpa* Fedde from both genera of *Papaveraceae Bocconia* L., and *Macleaya* R. Br., underwent thin-layer chromatographic (dc) examinations with respect to their alkaloid spectra. The plants were grown also from seeds, which we obtained in the frame of the international seed exchange from botany gardens. For chemical use up, the homogeneity of the cultivated plants, the taxonomical disorders, as well as chromosome numbers were re-examined. Exsiccates of the cultivated plants will be deposited as samples in our herbarium (BHU). In the examined representatives of both genera, Protopin, 1-Allocryptopin, Sanguinarin and Cheleritbrin occur as principal alkaloids.

In den *Papaveraceae* herrschen krautige Wuchsformen vor und bestimmen wesentlich das Bild dieser Familie. Zu den wenigen Gattungen der Mohngewächse, in denen holzige Wuchsformen vorkommen, gehört die Gattung *Bocconia*. Sie ist mit neun Arten im tropischen Amerika vom mexikanischen Hochland, Costarica, den Grossen und Kleinen Antillen und in den Anden von Kolumbien bis Peru natürlich verbreitet. Für eine so wenige Arten umfassende Gattung zeigt sie mit Bäumen, Sträuchern, Halbsträuchern und Annuellen ein bemerkenswert breites Wuchsformspektrum. Die Gattung *Macleaya* ist mit *Bocconia* nahe verwandt. Sie ist mit zwei perennierenden Arten in Zentral-Asien und im temperierten O-Asien, in M- und O-China und M-Japan natürlich verbreitet. In beiden Gattungen erreichen die Blätter die grössten Dimensionen innerhalb der *Papaveraceae* und bei *Bocconia arborea*, einer baumförmigen Art, mit 4—8 m die grösste Wuchshöhe. Weiter sind grosse Infloreszenzen mit zahlreichen apetalen Blüten und bikarpellaten, einfächrigen Gynoeceen, in denen sich meist jeweils nur ein Samen mit Arillus entwickelt — nur bei *Macleaya* finden sich 4—6 Samen in jedem Gynoeceum — polyforate Pollen und die Chromosomenbasiszahl 10 beiden Gattungen gemeinsam.

Die beiden oligotypischen Gattungen unterscheiden sich vor allem in Merkmalen des generativen Bereiches und der natürlichen Areale.

Als Chromosomenzahlen gaben alle Autoren (SUGIURA 1937; BOWDEN 1945; ERNST 1959) für *Macleaya cordata* R. Br. 2n = 20 an. Ebenso gaben SUGIURA (1937) und BOWDEN (1940) für *Macleaya microcarpa* Fedde über-

einstimmend 2n = 20 an. Dagegen wurden bei *Bocconia frutescens* L. von SUGIURA (1937) 2n = 20 und von ERNST (1965) 2n = 40 Chromosomen festgestellt.

Im allgemeinen werden *Bocconia* und *Macleaya* mit Recht als Gattungen unterschieden. Nur HEGNAUER (1969, 276) versteht unter der weitergefassten

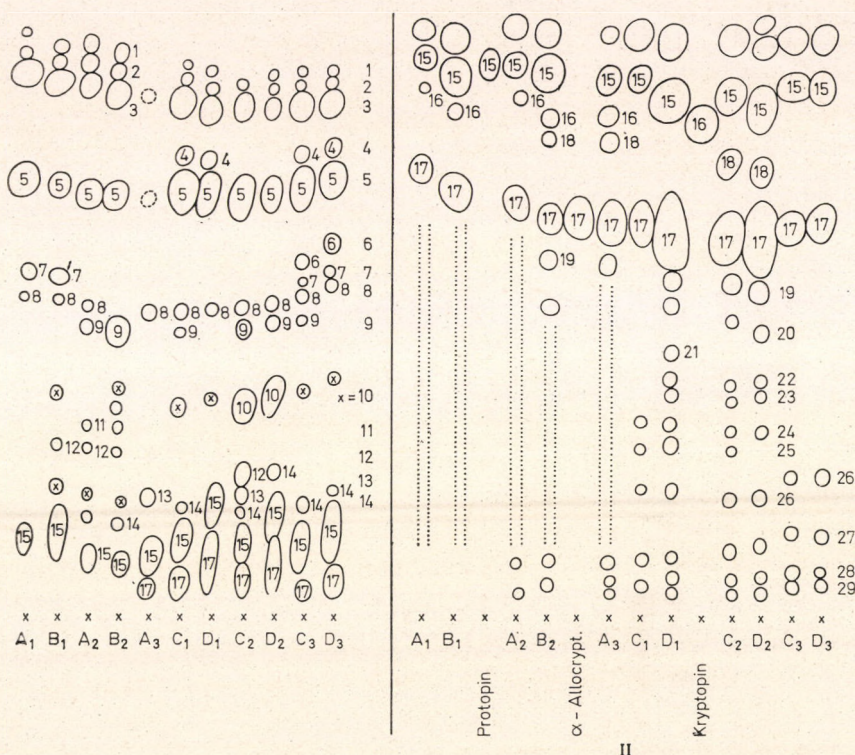
Gattungen / Differenzierungsmerkmale	*Bocconia* L.	*Macleaya* R. Br.
Verbreitung	trop. Amerika	temp. Zentral-Asien
Perikarp	fleischig	dünnwandig
Dehiszenz des Perikarps	akropetal	basipetal
Arillus	proximal, becherförmig	lateral axial, leistenförmig oder fehlend

Gattung *Bocconia* auch die beiden Arten von *Macleaya*. Er ordnet sie auf Grund von phytochemischen Befunden der Tribus *Chelidonieae* zu. Diese Zuordnung entspricht der Ansicht FEDDES (1909, 1936), der allerdings *Bocconia* und *Macleaya* als selbständige nahe verwandte Gattungen behandelt. HUTCHINSON (1925) hält die Besonderheiten der beiden Gattungen *Bocconia* und *Macleaya* gegenüber anderen Gattungen im System der *Papaveraceae* für so gravierend, dass er sie in der eigens dafür geschaffenen Tribus V. *Bocconieae* unterbringt.

ERNST (1962) gliedert die *Papaveraceae* in vier Unterfamilien und ordnet *Bocconia* und *Macleaya* der Unterfamilie *Chelidonioideae* zu. Er vermeidet damit die Aufteilung der Gattungen in Tribus, die ihm (l.c.p. 146) weder praktisch noch sinnvoll erscheint.

Für die Schaffung eines natürlichen Pflanzensystems, das die wesentlichen stammesgeschichtlichen Beziehungen widerspiegelt, sind umfassende Kenntnisse über Genese, Struktur und Dynamik der Sippen Voraussetzung. Es lassen sich verschiedene Differenzierungsebenen unterscheiden, wie z. B. die raum — zeitliche, die morphologisch — anatomische, die ökologisch — biologische, die karyologisch — zytogenetische, die stofflich — physiologische, die edaphisch-klimatisch, von denen wir das Alkaloidspektrum der stofflichen dc untersucht haben.

Material und Methoden

Bei unseren dc Untersuchungen von *Bocconia frutescens*, *Macleaya cordata* und M. *microcarpa* gingen wir von lebenden Pflanzen aus, die wir als Samen von Botanischen Gärten (BG) erhielten und unter geeigneten Bedingungen kultivierten. *Macleaya cordata* R. Br., BG Bonn (30/70) wurde im Steingarten des Arboretums kultiviert und am 13.10.1972 im Stadium der Fruchtreife geerntet.

Dünnschichtchromatogramm I

Sorptionsmittel: Kieselgel G nach Stahl
Fliessmittelsystem:
Benzol : Methanol = 95 : 5. Detektionsmittel: Dragendorffs Reagens

Dünnschichtchromatogramm II

Sorptionsmittel: Kieselgel G nach Stahl
Fliessmittelsystem: 1. Benzol : Aceton : Äther: 25%igem Ammoniak = 4 : 6 : 1 : 0,3; 2. Benzol : Aceton : Methanol = 7 : 2 : 1. Detektionsmittel : Dragendorffs Reagens

Macleaya microcarpa Fedde, BG Nijmwegen (95/69) wurde im Steingarten des Arboretums kultiviert und am 14.9.1972 im Stadium der beginnenden Fruchtreife geerntet.

Bocconia frutescens L., BG Zürich (98/69) wurde im Gewächshaus des Arboretums kultiviert und am 10.9.1970 im Stadium der Fruchtreife geerntet. Aus den gewonnenen Samen zogen wir weitere Pflanzen auf, die am 4.10.1972 im vegetativen Stadium geerntet wurden.

Alle Pflanzen beider Gattungen zerlegten wir unmittelbar nach der Ernte in Sprossachsen, Blätter und Wurzeln und trockneten sie sofort bei 60 °C im Trockenschrank. Die kultivierten Pflanzen wurden hinsichtlich ihrer Homogenität, taxonomischen Zuordnung und Chromosomenzahlen kontrolliert. Bei *Bocconia frutescens* wurden 2n = 40 Chromosomen nachgewiesen, während die beiden *Macleaya*-Arten übereinstimmend 2n = 20 Chromosomen ergaben. Als Belege der kultivierten Pflanzen deponierten wir Exsikkate in unserem Herbarium (BHU).

Die Extraktions- und Chromatographieverfahren sind beibehalten worden (Vent 1972, 237f.).

Folgende Extrakte lagen den Untersuchungen zugrunde:

A *Macleaya microcarpa* 95/69
A1 Sprossachsen
A2 Blätter
A3 Wurzeln/Früchte

B *Macleaya cordata* 30/70
B1 Sprossachse
B2 Blätter

C *Bocconia frutescens* 98/69 Ernte 1970
C1 Sprossachsen
C2 Blätter
C3 Wurzeln

D *Bocconia frutescens* 98/69 Ernte 1972
D1 Sprossachsen
D2 Blätter
D3 Wurzeln

Ergebnisse

Alle Ergebnisse unserer dc Untersuchungen sind in den Chromatogrammen I und II unter Berücksichtigung von Fliessmittelsystemen mit spezieller Trennwirkung graphisch dargestellt. Es sind dabei die Fraktionen der Pflanzenteile Sprossachsen, Blätter und Wurzeln jeweils innerhalb der Gattungen *Macleaya* und *Bocconia* zum unmittelbaren Vergleich nebeneinander angeordnet.

Das Alkaloidspektrum von *Macleaya microcarpa* stimmt im wesentlichen mit dem von *M. cordata* überein. Hauptalkaloide beider Arten sind Protopin und α-Allocryptopin, Sanguinarin und Chelerythrin. In *Macleaya cordata* sind Sanguinarin und Chelerythrin etwas geringer vertreten, sie können aber im Vergleich zu den anderen Alkaloiden trotzdem als Hauptalkaloide angesehen werden. Neben diesem übereinstimmenden Spektrum der Hauptalkaloide zeigt eine Vielzahl von basischen Substanzen eine positive Reaktion mit DRAGENDORFFs Reagens (DR) (cf. Chr. I, Flecke 6—14; Chr. II, Flecke

Tabelle 1

Quantitative Verteilung der Alkaloide in

Nr.	Alkaloid	*Macleaya*				
		A1	B1	A2	B2	A3
3	Sanguinarin	×××××	××	××××××	××××	×
5	Chelerythrin	×××××	×	×××××	××	Sp
10				×××	×××	
15	Protopin	×××	×××	××××	××	××××
16	Kryptopin	Sp	Sp	××	×	××
17	α-Allocryptopin	××	××	×××	××	×××××

19—29). Die Substanzen 1, 2, 6—14, 16 und 18 bis 29 lassen sich aufgrund ihrer nahe beieinanderliegenden R_F-Werte und ihrer geringen Quantität schwer trennen und nachweisen. Das Spektrum der DR-positiven Substanzen 19 bis 29 von *Bocconia frutescens* (cf. Chromatogramm II) liess sich — vermutlich aus oben genannten Gründen — entsprechend in *Macleaya microcarpa* und *M. cordata* nicht trennen, sondern nur als DR-positive Zone nachweisen (cf. Chromatogramm II, A1, B1, A2, B2 und A3). Der Vergleich der Chromatogramme von *M. microcarpa* und *M. cordata* lässt auf eine qualitative Einheitlichkeit im Alkaloidspektrum schliessen.

Der Vergleich zeigt auch eine relativ gleichmässige Verteilung der Hauptalkaloide in den untersuchten Organen. Das Verteilungsmuster der Nebenalkaloide ist möglicherweise bereits vom Einflussbereich der Nachweisgrenze dieser Methode beeinträchtigt. Hauptalkaloide von *Bocconia frutescens* sind Protopin und α-Allocryptopin, Sanguinarin und Chelerythrin. Das Spektrum der Nebenalkaloide besteht aus den Substanzen 1, 2, 4, 6—14 und 18—29. Fleck Nr. 16, der aufgrund der H_2SO_4-Reaktion und des R^F-Wertes durch Testen mit Reinsubstanz als Cryptopin identifiziert wurde, war in *Bocconia frutescens* nicht nachzuweisen. Zwischen den Ernten 1970 und 1972 einerseits und zwischen den Organen: Sprossachsen, Blätter und Wurzeln von *B. frutescens* andererseits bestehen, wie die Chromatogramme I und II deutlich zeigen, kaum Unterschiede, zumindest nicht im Spektrum der Hauptalkaloide. Das zeigt u. a., dass bereits im vegetativen Stadium alle Alkaloide dieser Art in der Pflanze vorhanden sind und in der gleichen Verteilung in den einzelnen Organen deponiert sind wie im generativen Stadium.

Abschliessend sollen die Alkaloidspektren von *Macleaya* und *Bocconia* noch einmal direkt verglichen werden. Man gelangt zu der Feststellung, dass sich beide Gattungen bezüglich ihrer Alkaloidvorkommen sehr ähnlich sind. Aus Tab. 1 ist ersichtlich, dass im Spektrum der Hauptalkaloide zwischen beiden Gattungen lediglich quantitative Unterschiede bestehen. Die Alka-

den Organen der Pflanzen (Sp = Spuren)

Bocconia frutescens					
C1	D1	C2	D2	C3	D3
×××××	×××	××××	×××	×××	×××
××××××	×××	××××××	××××	××××××	×××××
×		××××	××××		
××××	×××	×××××	×××××	×××	×××××
×××××	×××××	××××××	××××××	××××	××××××

loide Chelerythrin und α-Allocryptopin sind in *Bocconia* stärker vertreten als in *Macleaya*. Coptisin und Berberin konnten in allen Extrakten in der Nähe des Startfleckes durch Jodplateat- und UV-Reaktion nachgewiesen werden. Im Spektrum der Hauptalkaloide zeigt sich eine bemerkenswerte Übereinstimmung beider Gattungen. Im Spektrum der Nebenalkaloide konnten nach unserer Methode einige qualitative Unterschiede festgestellt werden. Die nichtidentifizierte Substanz 4 konnte nur in *Bocconia* nachgewiesen werden. Diese Substanz 4 ist ein Differencierungsmerkmal der untersuchten Arten beider Gattungen. Sie wurde allerdings nicht in den Blättern gefunden. Cryptopin (16) konnte nur in *Macleaya* nachgewiesen werden. Ein quantitatives Merkmal ist die Anreicherung der Substanz 10 in den Blättern von *Bocconia frutescens*. Papaverrubine sind nicht nachgewiesen worden. Die HCl-Reaktion fiel bei beiden Gattungen negativ aus.

Die Ergebnisse unserer Arbeit an den Gattungen *Macleaya* und *Bocconia* bestätigen die Befunde des Arbeitskreises um SLAVIK (1955 und 1965) auf diesem Gebiet, allerdings liegt bei unseren Proben die Anzahl der DR-positiven Substanzen wesentlich höher.

Die Gattungen *Macleaya* und *Bocconia* zeichnen sich zwar durch die Einheitlichkeit und höchstwahrscheinlich auch durch die Konstanz ihres Alkaloidspektrums aus, weisen aber keine gattungsspezifischen Alkaloide auf. Im Spektrum der Hauptalkaloide befinden sich Substanzen, die in vielen Gattungen der *Papaveraceae* auftreten.

Aufgrund des Vorkommens der Protopin-Alkaloide Protopin, α-Allocryptopin und Cryptopin und der 1.2-Benzophenanthridin-Alkaloide Sanguinarin und Chelerythrin sind die Gattungen *Macleaya* und *Bocconia* in phytochemischer Hinsicht typische Vertreter der *Papaveraceae*, denn die genannten Alkaloidgruppen beschränken ihr Vorkommen vorwiegend auf diese Familie.

Vom phytochemischen Standpunkt aus sind die beiden Gattungen so nahe miteinander verwandt, dass man sie klassifikatorisch auch unter einer Gattung vereinigen könnte, wie es (HEGNAUER 1969, 276) tat. Berücksichtigt man jedoch den gesamten Merkmalsbestand, so ergibt sich deutlich die Eigenständigkeit von zwei Artengruppen als zwei nahe verwandte Gattungen, die der Tribus *Chelidonieae* zuzuordnen sind. Ergebnisse noch fehlender embryologischer und ontogenetischer Untersuchungen an frühen Stadien des generativen Bereiches von Sippen der Gattungen *Bocconia* und *Macleaya* dürften noch Erkenntnisse erwarten lassen, die für die Klärung der Stellung der beiden Gattungen im System der *Papaveraceae* wünschenswert und erforderlich sind.

*

Frau A. FREDERICH habe ich für ihre zuverlässige Mitarbeit zu danken.

*

LITERATUR

1. BOIT, H. (1961): Ergebnisse der Alkaloidchemie bis 1960. Akademie-Verlag Berlin.
2. BOWDEN, W. M. (1940): Diploidy, polyploidy, and winter hardiness relationships in the flowering plants. Amer. Jour. Bot., **27,** 6 : 357—371.
3. BOWDEN, W. M. (1945): A list of chromosome num bers in higher plants. II. Menispermaceae to Verbenaceae. Amer. Jour. Bot., **32,** 2 : 81—92.
4. ERNST, W. R. (1959): Chromosome numbers of some Papaveraceae. Contr. Dudley Herbarium, **5,** 5 : 137—139.
5. ERNST, W. R.(1962): A comparative morphology of the Papaveraceae. Diss. Stanford-University.
6. ERNST, W. R. (1965): in "Documented chromosomen numbers of plants". 1949—1966. Madrono **18,** 123.
7. FEDDE, F. (1936): Papaveraceae. In: »Die natürlichen Pflanzenfamilien . . .« von Engler, A. und Harms, H. Bd. 17 b p. 5—145.
8. FEDOROV, AN. A. (Ed.) (1969): Chromosome numbers of flowering plants. Leningrad.
9. HAKIM, MIJOVIC, WALKER (1961): Distribution of certain poppy-Fumaria alkaloids and a possible link with the incidence of glaucoma, Nature (London) **189,** 198.
10. HEGNAUER, R. (1969): Chemotaxonom ie der Pflanzen Bd. 5. Birkhäuser-Verlag Basel/ Stuttgart.
11. HOLUBEK, J., STROUF, O. (1965—1970): Spectral data and physical constants of alkaloids, Akademie- Verlag Prag.
12. HUTCHINSON, J. (19 20): Bocconia and Macleaya Kew Bull. 1920 : 275—282.
13. HUTCHINSON, J. (19 25): Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants: V. The genera of Papaveraceae. Royal Botanic Garden, Kew, Bulletin of miscellaneous informati on 1925, Nr. 4, p. 161—168.
14. SLAVIK, J., SLAVIKO VÁ, L. (1955): Alkaloide der Mohngewächse VI. Über die Alkaloide aus Macleaya microcarpa, Collection Czechoslov. Chem. Commun. **20** 356.
15. SLAVIK, J., SLAVIKOVÁ, L., APPELT, J. (1965): Alkaloide der Mohngewächse XXVIII, Über die Alkaloide aus Macleaya cordata, Collection Czechoslov. Chem. Commun. **30**, 887.
16. SUGIURA, T. (1937): A list of chromosome numbers in angiospermous plants. III. Bot. Mag. (Tokyo), **51,** 606 : 425—426.
17. VENT, W. (1972): Beiträge zur Kenntnis der Sippenstruktur einiger Papaver-Arten der Sektion Argemonorhoeades Fedde (Papaveraceae). Feddes Repertorium Bd. 83, H. 4 : 233—243.
18. VENT, W. (1962): Merkmalskomplex — Sippenstruktur — Natürliches Pflanzensystem. Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat. R., 11 : 401—405.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1–4), pp. 393–402 (1973)

ÖKOLOGISCHE BETRACHTUNGEN DER VEGETATIONSVERHÄLTNISSE IM EBROBECKEN (NORDOST-SPANIEN)

Von

H. WALTER

BOTANISCHES INSTITUT D. UNIVERSITÄT, STUTTGART-HOHENHEIM

(Eingegangen: am 1. Januar 1973)

The zonal vegetation of the arid Ebro-Basin (NE-Spain) with some winter frost is not a steppe and not a brush half-desert but a woodland-like vegetation with single low trees of *Pinus halepensis* and *Juniperus thurifera* with a relative frost resistant undergrowth of *Rosmarinus officinalis*, *Brachypodium ramosum*, *Stipa lagascae* etc. The formerly wide spread *Lygium spartum*-community on colluvial soils with gypsum (to-day wheat fields) and the halophytic vegetation in the hollows are an azonal vegetation. On the gypsum outcrops grow many interesting species of endemic gypsophytes.

Allgemeines

In Mitteleuropa ist das pannonische Donau–Theiss-Becken das grösste Trockengebiet. Verf. lernte es 1928 während eines Forschungsaufenthaltes an der Biologischen Station Tihany unter Führung des Jubilars, meines Freundes Soó kennen. In Westeuropa sind ebenfalls Trockengebiete bekannt und zwar das Ebrobecken im Nordosten Spaniens mit etwa 20.000 km^2 und der kürzlich von FREITAG (1971) untersuchte Raum im Südosten Spaniens zwischen Alicante und Almeria. Beide Gebiete wurden von WILLKOMM (1896) als »Steppen« bezeichnet und die Diskussion über den ursprünglichen Vegetationscharakter dieser Teile der Iberischen Halbinsel hält bis heute an.

Für das südöstliche Gebiet lehnt FREITAG den ursprünglichen Steppencharakter ab. Wenn wir von seiner pflanzensoziologischen Einteilung absehen und mehr den Landschaftscharakter berücksichtigen, so unterscheidet er bei Niederschlägen über 450 mm einen Hartlaubwald aus *Quercus rotundifolia* (= *Qu. ballota*), die wir als eine etwas trockenresistentere Unterart von *Qu. ilex* betrachten können, von der sie sich hauptsächlich durch die nicht bitteren Früchte unterscheidet. Bei Regenmengen unter 450 mm wird die immergrüne Eiche in der Baumschicht durch *Pinus halepensis* abgelöst, die zunächst noch niedrige Wälder bildet mit immergrünen Hartlaub-Unterwuchs, dann aber mit der weiteren Abnahme der Niederschläge nur noch Gehölze (= engl. »Woodland«) und schliesslich offene Baumfluren zusammen mit *Juniperus phoenicea*. Erst bei Niederschlägen unter 250 mm gedeiht *Pinus halepensis* nicht mehr, so dass sich nur ein niedriges immergrünes Gebüsch hält ursprünglich vielleicht noch mit vereinzelten *Juniperus phoenicea*.

Diese Vegetationsreihe entspricht durchaus der heute noch in Nordafrika vorhandenen, die besonders deutlich in Tunesien zu beobachten ist (GAUSSEN et al., LONG, LE HOUÉROU). Dort folgt auf die mediterrane Hartlaubvegetation bei zunehmender Aridität ebenfalls ein xero-mediterraner *Pinus halepensis* Wald oder in Meeresnähe ein solcher mit niedriger *Tetraclinis articulata* (= *Callitris quadrivalva*), die auch in SE-Spanien bezeichnenderweise auf der Cartagena-Halbinsel in kleinen Restbeständen vorkommt. Mit abnehmenden Regenmengen gesellt sich *Juniperus phoenicea* hinzu, die als einzige höhere Holzpflanze früher wohl weit in die Halbwüste reichte.

Heute kann man in Nordafrika in dieser Übergangszone auch weite baumfreie Flächen mit Steppencharakter sehen. Es sind dies die Halfagras (*Stipa tenacissima*)-Bestände, die regelmässig geschnitten werden, um die sehr harten Blätter zur Herstellung von Stricken und Matten oder zur Papierfabrikation zu verwenden. Aber alles spricht dafür, dass diese Flächen früher bewaldet oder wenigstens mit einzelnen *Juniperus*-Bäumchen bestanden waren. Denn *Stipa tenacissima* entwickelt sich besonders üppig und blüht sehr reichlich in lichten *Pinus halepensis*-Gehölzen. Noch eine andere Grasart kommt stellenweise in grösseren fast reinen Beständen vor — das Espartogras (*Lygeum spartum*), das jedoch gypsophil zu sein scheint und vielleicht eine geringe Verbrackung verträgt, somit keine zonale Vegetation bildet. Eher könnte letzteres für *Artemisia herba-alba* zutreffen, die auf schweren Böden (meist mit einer Kalkkruste in geringer Tiefe) wächst, aber durch starke Beweidung begünstigt wird und sich somit auch stark sekundär ausgebreitet hat.

Wie steht es nun mit den Steppen im Ebrobecken, das bereits im mediterranen Winterregengebiet liegt, sich jedoch durch ein kontinentales Klima auszeichnet?

Die niedrige Wolkendecke im Winter wird durch die hohen Gebirge um das Ebrobecken zurückgehalten. Im Norden erheben sich die Pyrenäen und das östliche Kantabrische Gebirge, im Südwesten das Iberische Randgebirge, das sich in der Sierra de Moncayo bis 2313 m NN erhebt und am Nordhang über der mediterranen Stufe eine sommergrüne mit *Quercus pyrenaica-Qu. petraea* und darüber eine Wolkenstufe mit stark verarmten Buchenwäldern (bis 1600 m NN) aufweist; im Südosten wird das Küstengebirge zwischen Fayon und Tortosa vom Ebro in einer tiefen Schlucht durchbrochen.

Diese Lage bedingt, das die Winterniederschläge im Ebrotal gering sind und das Regenmaximum gegen das Frühjahr und den Herbst verschoben ist. Das Sommerminimum ist dagegen sehr deutlich. Zwar fallen auch im Juli im Mittel noch 15 mm Regen meist als Gewitter, aber bei den hohen Mitteltemperaturen von fast 25 °C wirken sich diese Gewitter nicht aus. Die Jahresniederschläge betragen in dem etwa 200—300 m über dem Meere liegenden Becken nur 300—400 mm, wobei sie in einzelnen Jahren stark vom Mittel abweichen (Minimum in Zaragoza nur 171 mm). Die mittlere Jahrestempera-

tur beträgt etwa 14,6 °C, doch treten im Winter infolge der Beckenlage relativ sehr niedrige Temperaturen auf. Zwar liegen die mittleren täglichen Minima der Wintermonate noch 0,5—2 °C über dem Gefrierpunkt, so dass eine eigentliche kalte Jahreszeit fehlt und Schneefall sehr selten verzeichnet wird, aber in den Monaten Oktober—April können Fröste auftreten, und das absolute Minimum von Zaragoza ist —15,2° (Maximum im Sommer 44,1°) und in Fraga —9,8° (Maximum im Sommer 43,2°). Nur 5 Monate sind absolut frostfrei. Das Klima ist somit extrem kontinental (Zaragoza: 69 Regentage und Feuchtigkeitsminimum 5%). Die Trockenheit wird erhöht durch die häufigen und oft sehr starken Winde.

Das ganze Gebiet ist arid, d. h. die potentielle Verdunstung ist höher als die Niederschläge, und zu einem grossen Teil abflusslos. Der Ebro und seine grossen Nebenflüsse, die in den feuchten Randgebirgen entspringen, sind Fremdlinge und erhalten im Becken selbst keinerlei lokalen Zufluss. Ihr Wasser wird heute zum grössten Teil für Bewässerungskulturen verwendet. Das Klima des Ebrobeckens erinnert an das von Ankara, nur liegt die Zentralanatolische Steppe über 900 m NN und hat eine kalte Jahreszeit von Dezember bis März, das mittlere tägliche Minimum des kältesten Monats ist in Ankara —4,5 °C, das absolute —24,9°. Das Klima der osteuropäischen Steppen und des pannonischen Raumes zeichnet sich ebenfalls durch eine ausgesprochene kalte Jahreszeit aus, aber ausserdem noch durch vorwiegend im Sommer fallende Niederschläge mit einem Junimaximum. Es gehört somit einem ganz anderen Klimatypus an. In Übereinstimmung damit stellt JÄGER in seiner Arealgruppen-Analyse fest, dass eurosibirische Steppenelemente dem Ebrobecken fehlen, während mauretanisch-iberische neben mediterran-iberischen Elementen besonders stark vertreten sind; dazu kommen einige zentralasiatische Geoelemente, die jedoch z. T. Ruderalcharakter besitzen, wie *Peganum harmala*, *Atriplex halimus* und auch *Salsola vermicularis*.

Wenn man die Frage nach der ursprünglichen Vegetation beantworten will, so muss man auch die besonderen Bodenverhältnisse berücksichtigen. Das Ebrobecken war schon im Tertiär arid und abflusslos. Im Miozän wurden in grossen Lagunen Gipsschichten von bedeutender Mächtigkeit abgelagert abwechselnd mit salzhaltigen Mergeln und Tonen, die heute die anstehenden Gesteine sind. Die Gipsablagerungen bilden ein durch Erosion zerschnittenes Plateau (etwa 400 m NN), das südlich von der Strasse Bujaraloz—Pina de Ebro noch weitgehend erhalten ist, während nördlich von derselben nur noch kleine Hügel aus dem Verwitterungsschutt herausragen.

Alle eingeschnittenen Täler sind Trockentäler und heute Weizenfelder die quer zum Talgefälle terrassiert sind (Foto bei JÄGER S. 221). Nirgends macht sich ein auch nur episodischer Wasserlauf bemerkbar. Es handelt sich also um ein fossiles Relief, das wohl in einer feuchteren Periode des Pleistozäns gebildet wurde. Das Talgefälle ist relativ steil, der Talboden mit Kolluvium

ausgefüllt. An den Plateauhängen kann man oft bemerken, dass ein Hang, meist der südliche, steil ist und kaum Vegetation aufweisst, während der nördliche flacher und dichter bewachsen ist. Das kann z. T. durch das extremere Kleinklima am Südhang, aber auch auf ein leichtes Einfallen der Schichten von S nach N zurückzuführen sein. Das auf dem Plateau in den Felsboden eindringende Regenwasser wird die Tendenz haben, auf den festen Schichtoberflächen zum Nordhang zu fliessen, so dass an diesem die Wasserversorgung für die Pflanzen günstiger ist. Eine aktive Erosion ist selbst an den vegetationslosen Steilhängen kaum wahrzunehmen. Das Aussehen der kahlen Hänge täuscht oft, denn nach den Untersuchungen in den »Bad Lands« von South Dakota oder Arizona hat sich durch den Vergleich mit photographischen Aufnahmen, die vor 40 Jahren gemacht wurden, ergeben, dass selbst spitze Erdpyramiden sich in diesem Zeitraume nicht merklich verändert hatten. Die Gipsböden sind auch ohne Bewuchs gegen Erosion durch Regen oder Wind gut geschützt. Der grösste Teil der Oberflächen (bis zu 80—90%) ist von Krustenflechten bedeckt, unter denen *Diploschistis albescens* vorherrscht. Flechten bedecken Böden, wenn diese oft befeuchtet werden, Moose dagegen, wenn sie oft tropfnass, wie in Nebelwäldern (Abtropfen von Bäumen), werden. Die nackten Flächen zeigen in den oberen 1—2 cm eine Art Blasenstruktur, die beim Austrocknen nur kleine polygonale Risse aufweist. Auf Schafpfaden wird sie zerstört und der Boden verdichtet. Dadurch steigt die Gipslösung durch Verdunstung kapillar auf und bildet eine Kruste, die beim Betreten nachgibt und leicht knirscht. Nur ganz vereinzelt sieht man am Hang Erosionsfurchen, aber nirgends an ihrem Auslauf grössere unbewachsene Schwemmfächer. Sie können also sehr alt sein. Auf kleinen Bodenanschwemmungen stellt sich gleich *Lygeum spartum* ein. Alles Regenwasser dringt somit leicht in den Boden ein, selbst auf den felsigen flachen Rücken. Massive Gipsbrocken zeigen an der Oberfläche messerscharfe Karrenbildungen, ein Zeichen, dass eine Auflösung durch Regenwasser erfolgt. Auch eine Winderosion kommt kaum in Frage, denn selbst bei starkem Sturm ist die Luft staubfrei. Die Beweidung ist heute schwach. Da es an Hirten fehlt, geht dieser Zweig der Landwirtschaft zurück. Nur der reine Weizenanbau spielt eine Rolle.

Bei der früheren Ausfüllung der Täler durch die Verwitterungsprodukte fand eine Sortierung nach Korngrössen statt. Am Hangfuss findet man grössere, kiesige Ablagerungen, dann feinsandige und in den weiten Flächen des Beckens mehr schluffige oder tonige. An den tiefsten Stellen sind Salzpfannen bzw. Salzseen, als Lagunen bezeichnet.

Die zonale Vegetation im Ebrobecken

Eine sehr eingehende pflanzensoziologische Bearbeitung des Gebiets liegt von Braun-Blanquet u. Bolós (weiter als Br.-B. zitiert) vor. Wir

wollen demgegenüber die Fragen vom ökologischen Standpunkt aus behandeln und uns hauptsächlich auf das Gebiet Los Monegros um und westlich von Bujaralos beschränken.

Unter »zonaler Vegetation« verstehen wir die ursprünglich auf den Eu-Klimatopen wachsende Pflanzendecke, die dem Grossklima entspricht; wir vermeiden damit die Verwendung des viel missbrauchten Klimaxbegriffes. Für die eu-mediterrane Vegetation — die immergrünen Eichenwälder — ist das Klima im Ebrobecken zu trocken und die Frosthäufigkeit zu gross. Man findet *Quercus rotundifolia* nur auf den Randgebirgen. Die im Norden direkt an das Becken grenzende, 800 m hohe, aus tertiären Kalken bestehende Sierra Alcubierra trägt niedrige *Pinus halepensis*-Wälder mit *Quercus coccifera* als Strauchschicht und *Arctostaphylos uva-ursi* ssp. *crassifolia* am Boden (genaue Liste bei Br.-B.). Es handelt sich also um eine xero-mediterrane Vegetation. Auf den Klimatopen im Becken selbst, dem ebenen Gipsplateau mit tiefgründigen humosen Böden, wird Weizen angebaut, aber zwischendurch ist doch noch die frühere Vegetation auf kleinen Flächen erhalten geblieben. Sie besteht aus einzelnen oder in kleinen Gruppen stehenden, 3—4 m hohen *Pinus halepensis*-Bäumchen mit guter Verjüngung zusammen mit *Juniperus phoenicea* und z. T. stattlichen *J. thurifera*-Exemplaren; als Unterwuchs findet man viel *Rosmarinus officinalis* sowie die Gräser *Brachypodium ramosum*, *Agropyrum* (*Eremopyrum*) *cristatum*, weniger *Stipa lagascae*. Wird der Boden flachgründiger und vom Gips ganz weiss, dann gedeiht der Weizen sehr kümmerlich. Auf den nichtbeackerten Gipsrücken zwischen den Tälern ist die Vegetation im wesentlichen dieselbe, nur sind die Baumarten kleiner, *Rosmarinus* nimmt an Menge ab, die Gräser fehlen, aber dafür treten die interessanten, z. T. endemischen Gypsophyten auf: *Ononis tridentata* auf etwas tieferen Gipsböden, *Helianthemum squamatum* auf sehr flachen, dazu *Herniaria fruticosa*, *Gypsophila hispanica*, *Lepidium subulatum*, *Reseda stricta*, *Campanula fastigiata* u. a. (genaue Liste bei Br.-B., gutes Foto bei Jäger S. 224).[1]

Gehalt in % d. Trockengew.	Asche	Ca	S
Gypsophila hispanica	39	7.4	5.2
O. tridentata (1)	25	5.0	4.9
Ononis tridentata (2)	34	8.2	7.6
Helianthemum squamatum	14	2,7	2,7
Rosmarinus officinalis (1)	7	1,1	0.2
R. officinalis (2)	7	1.2	0.2

[1] Für die Gypsophyten ist ein sehr hoher Aschen-, Ca- und S-Gehalt (wohl Gips) bezeichnend, den *Rosmarinus* am selben Standort nicht aufweist, wie es folgende Werte nach Duvigneaud u. Denaeyer-de Smet (1966) beweisen:

Diese Beobachtungen sprechen dafür, dass die ursprüngliche zonale Vegetation ebenso wie in Südost-Spanien dem trockeneren *Pinus halepensis* Typus entsprach — den lichten niedrigen Baumfluren aus *Pinus halepensis* mit *Juniperus* und trockenresistenten mediterranen Arten als Unterwuchs. Ein wichtiger Unterschied besteht jedoch gegenüber dem Südosten: Alle frostempfindlichen mediterranen Arten wie *Pistatia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia*, *Rhamnus alaternus*, *Globularia alyppum*, selbst *Quercus coccifera* u. a. fehlen dem Ebrobecken. Von *Stipa tenacissima* ist nur ein Fundort bekannt und zwar unweit von Zaragoza auf einer Lichtung im *Pinus halepensis*-Wald an einem Südhang in 500—600 m NN.

Auf den von den Gipsrücken in die Täler hinabreichenden Schuttfächern findet man im oberen mehr kiesigen Teil *Brachypodium ramosum*, tiefer auf feinkörnigeren Böden *Stipa lagascae* bzw. *S. parviflora* oder *S. barbata* zusammen mit *Agropyrum cristatum*, noch tiefer wächst ziemlich dicht *Lygeum spartum*. Zwischen diesen Gräsern bleibt noch so viel Raum, dass sich im Frühjahr eine sehr grosse Zahl von Therophyten als ephemere Vegetation entwickelt. Diese nützt das überschüssige Wasser aus, dass die perennen Arten in guten Regenjahren nicht aufzunehmen vermögen. Die Ephemeren, die in Trockenjahren fast ganz ausbleiben, bilden somit eine Art Vegetationspuffer zum Ausgleich der grossen Schwankungen der Regenmengen von Jahr zu Jahr. Sie bilden ökologisch eine Lebensgemeinschaft für sich, die nicht direkt an eine Pflanzengesellschaft gebunden ist, sondern sie stellen sich überall ein, wo Raum und Wasserüberschüsse im Frühjahr vorhanden sind. Das lässt sich besonders leicht in Wüsten erkennen. Es ist also ökologisch nicht haltbar als Assoziations-Kennarten des *Eremopyreto-Lygeetums* nur Ephemere anzugeben, wie es Br.-B. tut. Deshalb ist es nicht verwunderlich, dass in der Tabelle dieser Gesellschaft auch Bestände auftreten, denen die beiden perennen Hauptarten ganz fehlen, dafür aber der Halophyt *Suaeda* auftritt, oder in einem anderen Falle *Stipa lagascae* dominiert. Ähnliches gilt für das *Lygeeto-Stipetum lagascae*. Die gemeinsamen Ephemeren sind kein Beweis für die ökologische Gleichwertigkeit der Bestände einer Catena, die bis zu den Halophyten in den abflusslosen Senken führt. In einer kleinen Senke z. B. war die tiefste Stelle mit *Frankenia* bedeckt, 50 cm höher dominierte *Limonium*, ein Meter höher bildete *Lygeum* einen dichten Bestand, über dem der Gipshang mit *Helianthemum squamatum* und *Gypsophila hispanica* begann, während man oben auf dem Rücken *Juniperus* mit *Rosmarinus* antraf.

Bei den von uns entnommenen Proben hat Dr. Breckle (Bonn) die im Zellsaft gelösten Salze bestimmt und folgende Werte erhalten:

Konzentration in m-äquiv:	Na	K	Cl	SO_4
Frankenia pulverulenta	725	105	750	125
Lygeum spartum (1)	13	420	330	65
L. spartum (2)	12	390	300	58
Juniperus thurifera (zwischen *Lygeum*)	13	195	230	9
Gypsophila hispanica	6	90	55	118

Wir sehen, dass *Frankenia* ein typischer absalzender Halophyt mit sehr viel NaCl im Zellsaft ist. *Lygeum* ist kein Halophyt, aber der hohe Gehalt an Cl-Ionen und ein wesentlicher an SO_4-Ionen ist bemerkenswert; auch bei dem im gleichen Boden wurzelnden *Juniperus* findet man eine ansehnliche Menge an Cl-Ionen, was auf eine leichte Verbrackung des Bodens deutet. Tatsächlich ergab die Bodenanalyse an diesem *Lygeum-Juniperus*-Standort 0,27% Cl, 13,8% SO_4 (Gips), 0,8% Na und 0,06% K. Eine leichte Verbrackung der gipshaltigen Talböden ist somit unverkennbar. *Gypsophila* am Hang enthält als Gypsophyt auch im Zellsaft viel Sulfat.

Lygeum spartum, dieses kälteresistente, äusserst sklerophylle Gras mit einem dicken Rhizom, das nur in einer Richtung wächst und an den etwa 1 cm langen Jahrestrieben 3—4 Blätter bildet, nahm noch vor wenigen Jahrzehnten die tieferen Reliefteile ein, auf denen heute auch Weizen angebaut wird. Denn dieses Gras wurde früher regelmässig geschnitten und zur Papierfabrikation benutzt und damit in der Ausbreitung begünstigt; heute wird das Papier aus Weizenstroh hergestellt.

Das fast vollständige Fehlen von *Lygeum* auf den Eu-Klimatopen zeigt, dass es sich bei diesen Grasbeständen um eine azonale Vegetation handelt in Tallagen mit Temperaturinversion auf kolluvialen stark gipshaltigen und leicht verbrackten Böden. *Lygeum* scheint nirgends, auch nicht in Nordafrika eine zonale Vegetation zu bilden. Deshalb kann man nicht von einem extrazonalen Vorkommen im Ebrobecken sprechen. In mitten der *Lygeum*-Bestände standen wohl ursprünglich zerstreut *Juniperus thurifera*-Exemplare, von denen nur sehr wenige nachgeblieben sind. *J. thurifera* verträgt Fröste besser als *Pinus halepensis* und *Juniperus phoenicea*, die im Ebrobecken die Tallagen meiden. Im Grossen Atlas geht *J. thurifera* bis auf über 3000 m NN hinauf.

Da die Niederschläge im Ebrobecken noch bedeutend über 250 mm liegen, kommt die Halbwüste als zonale Vegetation nicht in Frage. Von den zentralasiatischen Geoelementen, die zum *Salsolo-Peganetum* von Br.-B. zusammengefasst wurden, ist *Peganum harmala* eine nitrophile Art der Ruderalstandorte, auch *Salsola vermicularis* und *Artemisia herba-alba* kommen im Ebrobecken mehr an Ackerrändern und auf Brachäckern vor. Schon WILL-

KOMM nahm an, dass sie von Arabern eingeschleppt wurden und JÄGER stimmt dem zu.

Auch von diesen Arten liegen einige von BRECKLE ausgeführten Analysen des Zellsaftes vor:

Konzentration in m-äquiv.	Na	K	Cl	SO_4
Peganum harmala	460	150	150	42
Salsola vermicularis	12	725	180	90
Salsola kali	6	360	55	8
Suaeda brevifolia	745	115	270	20
Atriplex halimus	790	275	520	23

Peganum gehört zur halophilen Familie der Zygophyllaceen; bei dieser Art überwiegen die Kationen stark über die Anionen, so dass es sich wohl um einen Alkali-Halophyten handeln dürfte (WALTER 1970).[1] Die halophilen *Salsola*-Arten zeichnen sich im Gegensatz zu typischen Halophyten durch einen sehr hohen K-Gehalt und niedrigen Na-Gehalt aus. *Suaeda* und *Atriplex halimus* wuchsen unweit eines Brunnens auf nassem Boden mit leichter Salzausblühung. Es sind typische Chlorid-Halophyten.

Die azonale Lagunen- und Flussufer-Vegetation

In den anstehenden Gesteinen im Ebrobecken sind Chloride enthalten; im reinen Gipsboden sind nur Spuren vorhanden, aber die Mergel und Tone führen mehr Chlorid. Deshalb kommen Salzböden vor, im Südteil der Provinz Zaragoza solche, die im gesättigten Zustand 258,5 m-äqu. an Cl (etwa 1,5% NaCl) und 50,0 »m-äqu. SO_4« aufweisen. Der Chloridgehalt erhöht die Löslichkeit von Gips von 2,6 g/Liter in reinem Wasser auf 4,6 g/Liter bei Anwesenheit von NaCl.

Die durch Regen ausgewaschenen Salze reichern sich in den abflusslosen Senken an. Es bilden sich Lagunen (Salzseen oder -pfannen), die besonders zahlreich im Gebiet Los Monegros sind. Über ihre Entstehung macht PUERTAS einige Angaben. Der Seespiegel aller Lagunen liegt hier bei 320—340 m NN; ein oberflächlicher Zufluss fehlt, doch werden sie durch das überall anwesende brackige Grundwasser gespeist. Selbst in diesem ariden Gebiet ist die reale Verdunstung etwas niedriger als die Regenmenge. Das versickernde Wasser

[1] Es ergibt sich ein Widerspruch zu den Analysen von DUVIGNEAUD u. DENAEYER—DE SMET, der aufgeklärt werden müsste; sie fanden bei *Peganum harmala* auf Trockengewicht berechnet 9,6% K und nur 0,27% Na. *Artemisia herba-alba* zeigt nach diesen Autoren eine normale Zusamensetzung der Ascbe, was ihrem nicht-halophilen Charakter entspricht.

fliesst in dem Spaltensystem einer bestimmten Kalkgesteinsschicht. Die Lagunen sind Karsterscheinungen, sie entsprechen mit ihrer Strandzone Einbruchtrichtern, die durch einen niedrigen Steilrand begrenzt werden.

Aus der grössten Lagune, La Playa, wird Kochsalz gewonnen. Die Zonation ist sehr deutlich ausgebildet: Salzfläche — *Arthrocnemum glaucum* — *Frankenia reuteri* — Stufe. Mit *Frankenia* zusammen wächst *Limonium echioides* und eine weitere *Limonium*-Art. Über der Stufe beginnt sofort ein dichter *Lygeum spartum*-Bestand, der nicht von Salzwasser überschwemmt werden kann, aber im Sommer vielleicht etwas Salzstaub von der trockenen Salzfläche erhält.

Bei der Lagune von Bujaraloz, deren Wasser durch den Ort verschmutzt ist, wird *Arthrocnemon* durch *Suaeda fruticosa* ssp. *brevifolia* ersetzt. Hier kommt auch *Aeloropus litoralis* vor. Bei einem pH von 8,7 könnte Sodabildung eine Rolle spielen.

Je nach der Salzzusammensetzung ändert sich die Zonation. Die folgenden Angaben entnehmen wir BRAUN-BLANQUET u. BOLÓS. Das *Suaedetum* kann zum *Limonietum ovalifolae* überleiten, aber auch zu einer Zone mit *Inula crithmoides*, *Plantago maritima* und weiter zum nur leicht verbrackten *Juncetum maritimi* mit *Sonchus maritimus* und *Aeluropus litoralis*, bei ganz geringer Verbrackung zu *Cynodon dactylon*-Beständen.

An die kaum verbrackten Gesellschaften mit *Plantago maritima*, *P. cruxifolia*, *Centaurium tenuiflorum* und *Schoenus nigricans* schliessen sich am Ebro-Fluss Sumpfbestände mit *Typha* und *Holoschoenus vulgaris* an.

Unter den ariden Klimabedingungen neigen auch die Fluss-Alluvionen und Auen mit hohem Grundwasserstand zu einer leichten Verbrackung. Die von den Pyrenäen kommenden Flüsse nehmen beim Durchströmen des ariden Gebiets mit Tertiärschichten gewisse Salzmengen auf. Das kommt schon dadurch zum Ausdruck, dass das Röhricht oft von salzreistenten Arten wie *Typha angustifolia* ssp. *australis* und *Schoenoplectus tabernaemontani* gebildet wird. Bei hohem Kalkgehalt entwickelt sich *Cladium mariscus* üppig; mit ihm kommt *Samolus valerandi* vor.

Für sandige Alluvionen ist das Riesengras *Erianthemum ravennae* mit *Imperata cylindrica* und *Arundo plinii* bezeichnend. Das Schilf der Provence, *Arundo donax*, kommt ebenfalls verwildert vor. In dieser Gesellschaft tritt auch *Equisetum ramosissimum* und *Glycyrrhiza glabra* auf. Auf tonigen Böden, die mehr zur Verbrackung neigen, findet man *Tamarix gallica*-Bestände, seltener die noch salztolerantere *T. africana*. Zu ihnen können sich eine Reihe von Halophyten gesellen. Bei fehlendem Salz im Grundwasser kann überall *Retama sphaerocarpa* auftreten, die besonders zur Blütezeit durch die goldgelben Blüten auffällt.

Die eigentlichen Auenwälder werden durch *Populus alba*, *Ulmus minor (campestris)* und *Fraxinus oxycarpa* gebildet. *Rubus ulmifolius* entwickelt

sich in ihnen üppig. *Vitis vinifera* kommt vor. *Populus nigra*, *Alnus glutinosa*, *Salix alba* und einige strauchige Weiden fehlen nicht.

Auf die Unkraut- und Ruderalgesellschaften, die auch ihre Eigenheiten aufweisen, wollen wir nicht eingehen.

Zusammenfassung

Aufrund von ökologischen Untersuchungen im ariden Ebrobecken mit häufigen Frösten wird festgestellt, dass die zonale Vegetation keinen Steppen- und keinen Halbwüstencharakter aufwies, sondern aus lichten niedrigen Baumfluren mit *Pinus halepensis*, *Juniperus phoenicea* und *J. thurifera* bestand. Der Unterwuchs setzte sich aus mediterranen relativ kälteresistenten Arten mit viel *Rosmarinus* sowie *Brachypodium ramosum*, *Stipa lagascae* u. a. zusammen. Die früheren weiten *Lygeum spartum*-Bestände sind als eine azonale Vegetation zu betrachten auf gipsreichen und leicht verbrackten Böden. Auf flachgründigen Gipsböden kommen interessante Gipsophyten vor. Auf die Lagunen- und Flussufervegetation wird kurz hingewiesen.

LITERATURVERZEICHNIS

1. Braun-Blanquet, J.—Bolós, de O. (1957): Les groupements végétaux du bassin de l'Èbre et leur dynamisme. Ann. Estac. Exper. Aula Dei **5**, 1—266.
2. Duvigneaud, P. et Denaeyer-de Smet, S. (1966): Accumulation du soufre dans quelques espèces gypsophiles de l'Espagne. Bull. Soc. Roy. Botan. Belg. **99**, 263—269.
3. Duvigneaud, P. et Denaeyer-de Smet, S. (1968): Essai de classification chimique (éléments mineraux) des plantes gypsicoles du bassin de l'Ebre. Bull. Soc. Roy. Botan. Belg. **101**, 279—291.
4. Freitag, H. (1971): Die natürliche Vegetation des südostspanischen Trockengebiets. Bot. Jb. **91**, 147—308.
5. Gaussen, H. et Vernet, A. (1958): Feuilles Tunis-Sfax. Bull. Carte Phytogéogr., Serie A, 3 II, Paris—Toulouse.
6. Jäger, E. J. (1971): Die pflanzengeographische Stellung der »Steppen« der Iberischen Halbinsel. Flora **160**, 217—256.
7. Le Houérou, H. N. (1970): La végétation de la Tunisie steppique. Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. de Tunisie, Arbana **42**, 622 pp.
8. Long, G. (1954): Contribution à l'étude de la végétation de la Tunisie Centrale. Ann. Serv. Bot. et Agron. de Tunisie **27**, 1—388.
9. Puertas, J. Qu. (1965): Nota sobre las lagunas de Bujaraloz—Sastago. Geografica (Zaragoza) **12**, 30—34.
10. Terradas Serra, J. A. (1973): Clima y economía hidrica en comunidades vegetates de los Monegros. Resumen de la thesis, Univ. Barcelona.
11. Walter, H. (1973): Vegetationszonen und Klima, 2. Aufl. UTB, 244 Seiten, Stuttgart.
12. Willkomm, M. (1896): Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der Iberischen Halbinsel (in Engler—Drude: »Die Vegetation der Erde«, Bd. I), Leipzig.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4), pp. 403—404 (1973)

ZUM PROBLEM DER PANNONISCHEN WALDSTEPPEN

Von

G. WENDELBERGER

LEHRSTUHL FÜR VEGETATIONSKUNDE D. UNIV. WIEN

(Eingegangen: am 1. Januar 1973)

The author gives a short outline of the viewpoints on the basis of which the wood-steppe of Pannonia should be examined as regards its structure and genesis. The working out of the problem in Detail is in progress.

Das Erscheinen des prächtigen Werkes von JAKUCS 72 gibt willkommenen Anlass, sich mit den Problemen der pannonischen Waldsteppe noch einmal, zusammenfassend und gründlich, auseinanderzusetzen. Hiebei sind im Anschluss an WENDELBERGER 54 und an zahlreiche persönliche Diskussionen mit ungarischen Kollegen vor allem einschlägige Arbeiten zu berücksichtigen, die seither zum Thema erschienen sind, so vor allem: ZÓLYOMI 58 und 64, SOÓ 59, 68, MÜLLER 62, KRIPPEL 63, FÖRSTER 67, JAKUCS 72, OBERDORFER 72, RIBNICKOVÁ und RYBNICEK 72, vor allem JAKUCS 72. Vorbehaltlich einer derartigen, eingehenden Auseinandersetzung sei heute — im Hinblick auf den heurigen Ehrentag des Altmeisters der ungarischen phytocoenologischen Schule, Akademiker Univ.-Prof. Dr. REZSŐ v. SOÓ, ein kurzer Abriss skizziert, welcher den vorliegenden Problemkreis abgrenzen soll. Das Problem der pannonischen Waldsteppe bezieht sich einerseits auf deren Struktur, andererseits auf deren zeitliche Abkunft. Derart umfasst es im einzelnen an Diskussionspunkten:

I. Struktur

1. Begriffsinhalt und Terminologie des Waldsteppenkomplexes:
Die russischen Waldsteppen — von grossräumiger Verteilung
Die pannonischen Waldsteppen
(in Sinne WENDELBERGER, nicht der ungarischen Autoren) — von kleinräumiger Durchdringung ihrer Vegetationselemente.

2. Kontaktgesellschaften zwischen Wald und Grasflur gegenständlich zwischen Steppenwald und Steppenrasen mit ihrer Physiognomie (nach Wuchsformen und damit Vegetationshöhen und Schichtung — parallel der Bodengründigkeit):

Buschwald
Gehölzmantel
Staudensaum

Zum Saum:
Die Evidenz eines Saumes, auf verschiedenen Substraten und in verschiedenen Gebieten Europas
Die Saum (gebundenen)-Arten und ihre soziologische Wertigkeit
Primäre und sekundäre Säume
Der Steppenwald — auf verschiedenen Sonderstandorten — wäre gegenüber dem Klimaxwald der jeweiligen Höhenstufe begrifflich und strukturell abzugrenzen.
3. Ökologie von Saum und Saumarten, als kausale Erklärung des Saumphänomens; unter Berücksichtigung des Randeffektes.
4. Vergesellschaftung der Saumarten:
Die Frage der soziologischen (coenologischen) Eigenständigkeit der Kontaktgesellschaften, speziell des Staudensaumes, in den einzelnen Teilen des pannonischen Raumes und des übrigen Europas; unter Berücksichtigung der Polykormbildung der Saumarten.
Die Frage der Einbildung der Kontaktgesellschaften in höhere soziologische Einheiten: die syntaxonomische Stellung der Kontaktgesellschaften
5. Die Frage der Dynamik der Saumarten

II. Genese

6. Die Waldsteppen der Vorzeit:
Die Birken-Waldsteppe der Vorwärmezeit (Praeboreal)
Die Föhren-Waldsteppe der Frühen Wärmezeit (Boreal)
Die Eichen -Waldsteppe der Kulminierenden Wärmezeit (Atlanticum)

7. Abriss der Ősmátra-Theorien seit KERNER, BORBÁS, BOROS und SOÓ

8. Die zeitliche Zuordnung der Ursteppe:
in die Frühe Wärmezeit (Boreal) oder
in die Kulminierende Wärmezeit (Atlanticum)
Aufgrund eines derartigen Konzeptes wird die vielfältige Problematik dieses Fragenkreises zu gegebener Zeit ausführlich zu behandeln sein.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4) pp. 405—411 (1973)

WIE KANN DIE PALÄOBOTANIK PHYLOGENETISCHE ENTWICKLUNGSWEGE BEWEISEN?

Von

W. ZIMMERMANN

INSTITUT FÜR BIOLOGIE D. UNIV., TÜBINGEN

(Eingegangen: am 1. Januar 1973)

By rejecting the views defying or doubting the principle of evolution or pyhlogeny, and by criticizing the views tracing flowers back to ancestors living today, the author emphasizes that we reach the understanding of phylum development in the taxon by means of the phylogeny of the individual organs (or characteristics). He establishes 4 phases until the development of the thallus. He gives as an example the common synagium character of the ovula and the stamina. The palaeobotanical evidences are frequently missing in the phylum development, and the conceptions of phylogenetical change and affinity are frequently replaced by each other.

Wir Evolutionisten machen es uns vielleicht manchmal zu leicht, wenn meinen, die Evolution sei grundsätzlich erwiesen; man müsse höchstens noch Einzelheiten der Evolutionsprozesse aufklären. Mir scheint es aber, dass auch die grundsätzliche Frage eines Beweises der Evolution ungenügend beantwortet ist. Unsere Frage, wie wir phylogenetische Entwicklungswege beweisen können, hat also ihren Schwerpunkt in dem Wort »beweisen«. Über die Beweiskraft phylogenetischer Aussagen gehen die Meinungen weit auseinander. Mindestens drei Ansichten stehen sich mehr oder minder schroff gegenüber:

1. Ansichtsgruppe: Alles Gerede von der Phylogenie bzw. Evolution sei Schwindel oder Phantasterei. Nur für einen schlechten Menschen und geistlosen Ignoranten — es wurden in der amerikanischen Zeitschrift »Reine Wahrheit« als vertroddelter Professor dargestellt — existiere so etwas wie eine Phylogenie. Man unterschätzte solche Strömungen nicht. Sie sind weit verbreitet und werden von mächtigen Organisationen getragen, z. B. von Ambassador-Verlag, der drei amerikanische Universitäten lenkt, oder von den »Zeugen Jehovas« die Millionen von Schriften verteilen und jeden Evolutionisten schon mit der Frage verdammen: »Glaubst du an die Evolution oder an Gott?«. 2. Ansichtengruppe: Die Evolution sei zwar nicht ausgeschlossen, vielleicht sei »an ihr sogar etwas dran«. Für einen »ernsten« Wissenschaftler gehöre es sich jedoch nicht, an der Ergründung von Evolutionszusammenhängen zu arbeiten. Man müsse ja überdies damit rechnen, bei grundlegenden Evolutionsproblemen im »Ignoramus et ignorabimus« (wir wissen es nicht und werden es nicht wissen) stecken zu belieben, wie das z. B. der einflussreiche Naturforscher und Erkenntnistheoretiker E. DUBOIS-REYMOND versichert hat. In diesem Sinne wurde auch dem Biochemiker F. CZAPEK von seinen Biographen nachgerühmt, er sei phylogenetischen Fragen mit den Worten: »Ich war nicht dabei« stets ausgewichen. Auch ein so kenntnisreicher und kluger Biologe wie OTTO RENNER der Jenesner und Münchener Botaniker hat mehrmals versichert, ein Beweis der Phylogenie sei unmöglich.

3. Ansichtengruppe: Die Evolution sei eine grundlegende Lebenserscheinung. Sie verdiene es, von uns Biologen mit aller Energie angepackt zu werden. Dies ist die von mir verfochtene Ansicht.

Aber einerlei, welcher Ansicht man im einzelnen auch zuneigt: Zunächst muss die Basis-Frage nach der Existenz der Evolution beantwortet werden. Sonst schweben auch die Folgefragen in der Luft.

Der ganze Fragenkomplex sei erst an einem Beispiel kritischer Art, nämlich an der Frage nach dem phylogenetischen Weg zu den Blütenpflanzen, besprochen. Allerdings möchte ich noch vorher eine technische Frage besprechen, die sich mit den Worten »Phylogenie« und »Evolution« beschäftigt, Unklarheiten in den Diskussionen phylogenetischer Fragen gehen nämlich schon von Unklarheiten in diesen Begriffen aus. Mir und anderen Evolutionisten ist schon gelegentlich die Rüge erteilt worden: »Das ist doch keine Evolution, sondern »Phylogenie« und umgekehrt. Selbst unter Herausgebern eines Wörterbuches der Biologie sind hier Meinungsdifferenzen zutage getreten. Die Schwierigkeit beginnt schon damit, dass selten klar gesagt wird ob man Gemeinsamkeiten bzw. Unterschiede bei Evolution und Phylogenie in einem Naturprozess erwartet, oder in den von uns Menschen aufgestellten Begriffen.* Es ist das meiner Ansicht nach ein Fall, in dem man Stellung nehmen muss zum Problem der »Objekt/Subjekt-Scheidung«. Man muss sich klar werden, ob man etwa Unterschiede zwischen »Evolution« und »Phylogenie« in dem »Objekt« der Forschung, also im Naturvorgang, den wir Evolution oder Phylogenie nennen, sucht und zu erkennen glaubt, oder ob nicht dieser etwaige Unterschied in den von uns Menschen (also von uns als »Subjekten«) geprägten Begriffen liegen.

Die Begriffe »Evolution« und »Phylogenie«

Wenn wir nach etwaigen Unterschieden zwischen den Naturvorgängen Evolution und Phylogenie suchen, werden wir Schwierigkeiten haben. Es gibt ja für jeden Organismus nur einen einzigen Naturvorgang, der den Namen »Evolution« bzw. »Phylogenie« verdient, nämlich die Abwandlungen, die sich in der Deszendenzreihe von Ahnen zu ihren Nachfahren abspielen. Die Begriffe »Evolution« und »Phylogenie« sind also beim Blickpunkt auf den Naturvorgang synonym.

Gewiss, wir können uns manchmal täuschen über diese Geschehnisse, gewiss es sind auch manchmal, vor allem in früheren Jahrhunderten, unter »Evolution« rein gedankliche (»typologische« oder »idealistische«) Zusammenhänge gemeint worden. Aber das sind keine Naturvorgänge, auf die wir uns als Naturwissenschaftler beschränken wollen. Auch die ontogenetischen Prozesse, die ursprünglich den Namen »Evolution« veranlasst haben, wollen wir hier ausser Betracht lassen, nämlich die »Entwicklung im wörtlichen Sinn«, dass nämlich ein Organismus in Keimzellen schon völlig ausgegliedert sei und nur herausgewickelt werden und heranwachsen müsse.

* Ein gleicher Gegensatz ist übrigens auch bei der »Geschichte« vorhanden. Dieses Wort kann entweder zur Kennzeichnung eines Vorgangs, etwa der menschlichen Geschichte im 19. Jahrhundert oder eines »Faches«, wenn etwa ein Schüler oder Lehrerlax sagt: Heute, um 11 Uhr haben wir »Geschichte«.

Wenn man jedoch solche nicht naturwissenschaftlich fundierten Anschauungen beiseite lässt, dann scheiden früher häufig diskutierte Fragen aus, ob der Mensch vom Gorilla oder Schimpansen oder Orang-Utan oder

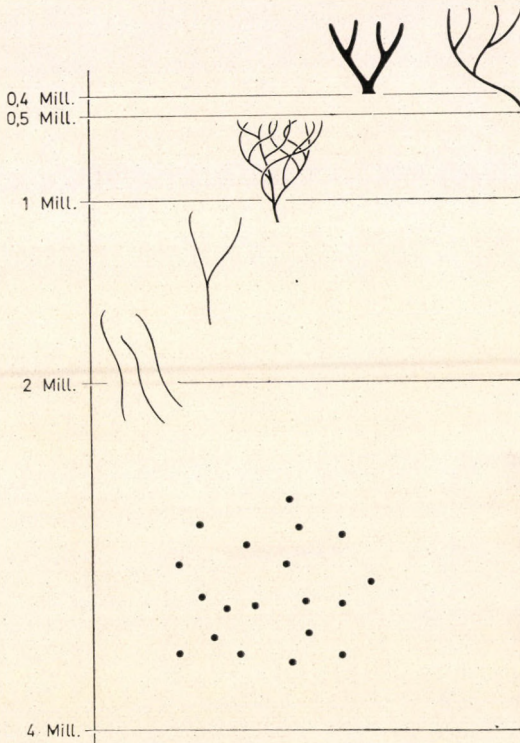



Abb. 1. 5 Typen der pflanzlichen Gestalt auf dem Weg von den Urorganismen bis zu den silurischen Tangen und den ältesten Landpflanzen. Unten die Einzeller als älteste Organismen überhaupt, oben Urtange und Urlandpflanzen

Gibbon abstamme. Für die Evolution im Menschen hat man ja wohl allgemein anerkannt, dass derartige Herkunftsfragen in dieser Form nicht zu lösen sind. Es ist heute anerkannt, dass die Ahnen des Menschen nicht unter den heutigen Tieren zu suchen sind. Für die Pflanzen hat sich eine solche ablehnende Kritik noch nicht überall durchgesetzt. Ja es ist hier noch scheinbar eine ähnliche Streitfrage wie bei der angedeuteten Herkunftsfrage für den Menschen in Gang. Es gilt z. B. fast als eine nationale Frage, wie man sich die Herkunft der »typischen« Blütenpflanzen, der Angiospermen (Bedecktsamer) denkt. Auch ein so erfahrener Systematiker wie HEYWOOD meinte z. B., es sei ein Fehler der Deutschen (er denkt hier wohl an die ENGLER-Schule), die Angiospermen von den *Apetalae* (*Casuarina*, *Fagales* usw.) abzu-

leiten. Die englische phylogenetische Ansicht, vertreten durch die Londoner Systematiker SPORNE and HUTCHINSON, sehen da richtiger, wenn sie die Angiospermen von den *Polycarpicae* (*Magnoliales*) herleiten. Das ist natürlich der gleiche Fehler, wie wenn wir den Menschen von einem bestimmten heutigen Tier phylogenetisch ableiten wollen.

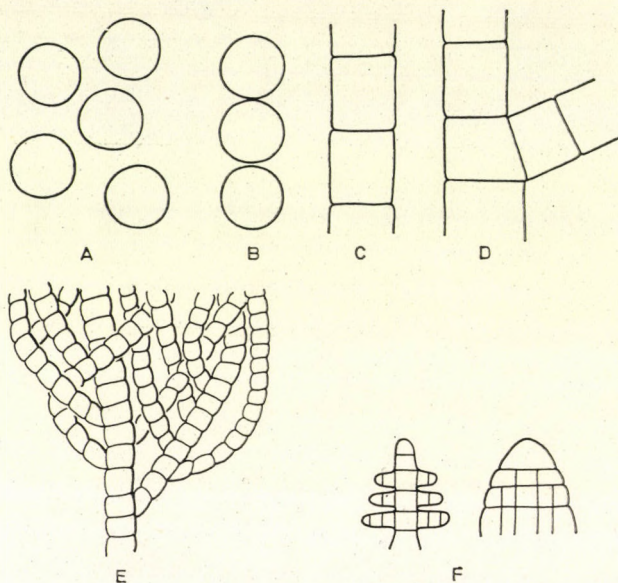



Abb. 2. 6 Stadien der pflanzlichen Phylogenie, im Zellaufbau dargestellt: A isolierte Einzeller; B Einzeller zum Faden verkettet; C Zum Faden verbunden; D Beginn der Verzweigung; E verzweigte Fäden verflechten sich; F Verwachsung der Seitenfäden zum Parenchym

Wie aber kommen wir zu gesicherten phylogenetischen Ableitungen? Es haben sich da zwei Methoden als brauchbar herausgestellt:

Wir müssen die Ahnen nicht unter den heutigen Organismen, sondern unter denen, günstigstenfalls fossil überlieferten Organismen suchen.

2. Wir dürfen diese Ahnen nicht unter den kurz von dem Auftreten der Angiospermen lebenden Pflanzen suchen. Diese unmittelbar den Angiospermen vorangehenden Formenkreise wie die *Bennettitales* und *Caytoniales* haben sich als Seitenglieder im Stammbaum der Angiospermen entpuppt. Wir kommen leichter zu wirklichen Ahnen, wenn wir zuerst einmal die grosse Linie der Entwicklung auf langen Strecken der Phylogenie verfolgen.

3. Wir verfolgen zunächst einmal die Herausbildung bestimmter Merkmale. Wir ergründen also zunächst einmal die Merkmalsphylogenie und erst durch Kombination merkmalsphylogenetischer Wege gelangen wir zu einer Aufklärung der Sippenphylogenie. Das absurde Gegenargument, das hier

schon vorgebracht wurde, es gäbe doch keine Merkmalsphylogenie, unabhängig von der Sippenphylogenie, ist natürlich nicht stichhaltig; die Behauptung, die Merkmale hätten sich unabhängig von den Sippen entwickelt, ist nie ernstlich vertreten worden. Es ist nur eine technische Vereinfachung, wenn wir uns zunächst auf die Abwandlung von Merkmalen beschränken, wenn wir beispielsweise erst feststellen, dass die Zehenzahl im Verwandschaftskreis mehrerer Säugergruppen beispielsweise bei Pferdeverwandten phylogenetisch reduziert worden ist. Erst nach Ergründung solcher merkmalphylogenetischer Abwandlungen können wir an die Erforschung der Sippenzusammenhänge gehen.

Für das Pflanzenreich will ich hier das Beispiel der Phylogenie der allgemeinen Pflanzengestalt und einiger Fortpflanzungsorgane besprechen.

Die Phylogenie der pflanzlichen Gestalt auf dem Weg zu der Angiospermen

Auf diesem Wege können wir folgende Stufen nach den Fossilen erkennen:

1. Stufe: Einzellige, isolierte Formen, herrschend im frühen Präkambrium vor mehr als drei Milliarden Jahren, vertreten z. B. durch *Archaeospheroides* in der Fig-Tree-Serie bei Berberton, Südafrika.

2. Stufe: Durch gemeinsame Zellwände vereinigtes Gewebe, bei dem die Wachstumsrichtung auch nach den Zellteilungen gleich blieb, so dass unverzweigte und zunächst nicht polar differenzierte Zellfäden entstanden sind. Sie sind vertreten durch mehrere Formen im mittleren Präkambrium (Zeitalter der Gunflint-Iron-Formation von ca. 2 Milliarden Jahren).

3. Stufe: Beginn der Fadenverzweigung durch Drehung der Wachstumsrichtung einzelner Zellen, nachgewiesen z. B. im Huron, also aufgetreten vor ca. 1 Milliarde Jahren.

4. Stufe: Verflechtung der verzweigten Zellfäden zu einen Thallus. Ungefähr gleichzeitig, also vor etwas mehr als ½ Milliarde Jahre kam es auch zu einer polaren Differenzierung der Fäden, wohl gleichzeitig mit einem Festwachsen auf der Erdoberfläche. Es wurde also ein Gegensatz zwischen den »Sprosspol« und den »Wurzelpol« geschaffen. Vertreter sind z. B. die Gattungen *Buthotrephis* und *Prototaxites*.

Fragen wir uns zunächst einmal, wie lässt sich eine solche Stufenfolge der fossilen Überlieferung kausal erklären? Die einzige Antwort auf diese Frage heisst: »nur durch die Phylogenie oder Evolution«. Alle anderen Antworten wären absurd, etwa die auch von Paläontologen wie E. DACQUE vertretene Ansicht, solche Änderungen seien nur phänotypisch. DACQUE hat sich zwar nicht für die Pflanzen, aber für die Menschen in dieser Weise aus-

gesprochen und zwar in dem meines Wissens einzigen Bestseller,* den ein Naturwissenschaftler geschrieben hat: Der Mensch — so meinte DACQUE — habe seit je existiert. Nur sei er erst »ein Amöb« gewesen, dann »ein Wurm«, dann »ein Fisch« usw. Hier wird eine Methodenfrage aufgeworfen: kann man einen Organismus der wie ein Amöb, ein Wurm, ein Fisch aussieht und lebt, einen »Menschen« nennen, nur weil man zu wissen glaubt, dass aus ihm sich später ein Mensch phylogenetisch entwickelt hat? Solche »scholastischen« Vorstellungen passen nicht mehr in unser Weltbild. Jedenfalls kann diese unerwiesene Behauptung derartige Wandlungen seien phänotypisch nicht als Gegenvorstellung gegenüber der Annahme erblicher Umbildung ernsthaft vertreten werden. Ähnlich unbrauchbar sind noch die einzigen anderen Vorstellungen gegenüber der Vorstellung, die vorstehende Stufenfolge bezeuge eine Evolution oder eine Phylogenie, es sei die genannte Stufenfolge eine Auswirkung einer Serie von Urzeugung oder eine Folge irreführender fossiler Erhaltung. Zufällig seien aus allerältesten Zeiten nur Einzeller überliefert worden. Es hätten aber in den allerältesten Zeiten daneben auch schon die hochentwickelten Organismen der genannten Stufenfolge existiert, nur seien sie spurlos zerstört worden. Absurd ist auch die Annahme, die genannten Stufen könnten jeweils durch Urerzeugung entstanden sein. Nach unseren heutigen Vorstellungen ist es undenkbar, dass auf dem Wege der Urzeugung ein komplizierter Organismus, bei dem man Zellorganellen (bei den Fäden z. B. Chloroplasten) erkennen kann, entstand. Weil aber die vorher genannten Erklärungen für die fossile Überlieferung solcher Stufen absurd sind, ist die Ausdeutung der Stufenfolge als Folge einer Phylogenie oder einer Evolution bewiesen.

Auch der weitere Weg, den die fossile Überlieferung uns aufzeigt, d. h. der Weg von Zellfäden, die sich im Frühpaläozoikum zu bis 1 m und mehr grossen Tangen zusammengefügt haben, die dann mit den »Urlandpflanzen« (*Rhyniales*) das Festland erobert haben, die mit den *Pteridospermen*, vor allem im Karbon, die Fähigkeit der Samenbildung erworben haben usf. So wurde die Evolution gesichert.

Ich will nur auf ein einziges, bisher zu wenig beachtetes Beispiel hinweisen: es ist der Zusammenhang zwischen Samenanlagen (»Ovula«) und Staubblättern (»Stamina«). Beide Organe sind bei ihrem ersten Auftreten und Auffinden miteinander verwechselt worden. Erst der schwedische Paläontologe HALLE hat solche Irrtümer aufgeklärt. Die Verwechslung beruhte nämlich darauf, dass äusserlich die ersten Samenanlagen und Staubblätter recht ähnliche Gebilde waren. Sie haben offenbar auch den gleichen phylogenetischen Ursprung, was übrigens schon bei einer phylogenetischen Betrachtungs-

* DACQUE, E.: Urwelt, Sage und Menschheit, München 1924. 8. Aufl. 1938. Vermächtnis der Urzeit. München 1948.

wesee von HOFMEISTERS Generationswechselableitung klar war. Sowohl Samenanlagen wie Staubblätter sind »Synangien«, d. h. mit ihren Längsseiten seitlich miteinander verwachsene Sporangien und ihnen ähnliche Telome. Der Unterschied beruhte nur darauf, dass schon bei den ältesten Staubblättern alle Telome fertil sind, also Sporen erzeugen, bei den ältesten Samenanlagen sowohl im Bereich der *Coniferophytina* wie der *Cycadophytina*, zu denen auch die Pteridospermen gehören, findet man jedoch ein zentrales fertiles Telom, das im Innern den Embryosack besitzt und umgeben ist von einem Kragensyntelom steriler Telome. Die Kragensyntelome werden dann zum Integument (und damit zur Samenschale). Eine solche phylogenetische Vorstellung wird besonders dadurch unterstützt, dass alle Telome bei den ältesten Vertretern der Samenpflanzen noch frei waren, während sie heute stark miteinander verwachsen sind. Für die am häufigsten vertretene Annahme, die Stabblätter seien ähnlich wie bei der heutigen *Nymphaea alba* flächig gewesen und hätten am Rand die Pollensäcke getragen, fehlen phylogenetische Belege.

Die Vorstellung von der Unbrauchbarkeit der Paläobotanik zu phylogenetischen Beweisen stammt aus einer Verwechslung verschiedener phylogenetischer Probleme, nämlich der Probleme der phylogenetischen Wandlung und der phylogenetischen Verwandtschaft. Für dieses Verwandschaftsproblem, d. h. für die Frage nach der relativen Verwandschaft der verschiedenen Organismengruppen miteinander ist die Paläobotanik allerdings viel weniger geeignet, vor allem wenn wir unseren Blickpunkt auf die Angiospermen konzentrieren. Die relative Verwandtschaft z. B. innerhalb der Angiospermen lässt sich viel leichter aus der Gestalt und Lebensweise der heutigen Organismen ableiten. Das hat gerade REZSŐ v. SOÓ in meisterhafter Weise gezeigt.

Acta Botanica Alademiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4) pp. 413—420 (1973)

DER FORMENKREIS VON SCENEDESMUS SOOI HORTOB.

Von

T. HORTOBÁGYI

INSTITUT FÜR BOTANIK UND PFLANZENPHYSIOLOGIE, AGRARWISSENSCHAFTLICHE UNIVERSITÄT, GÖDÖLLŐ

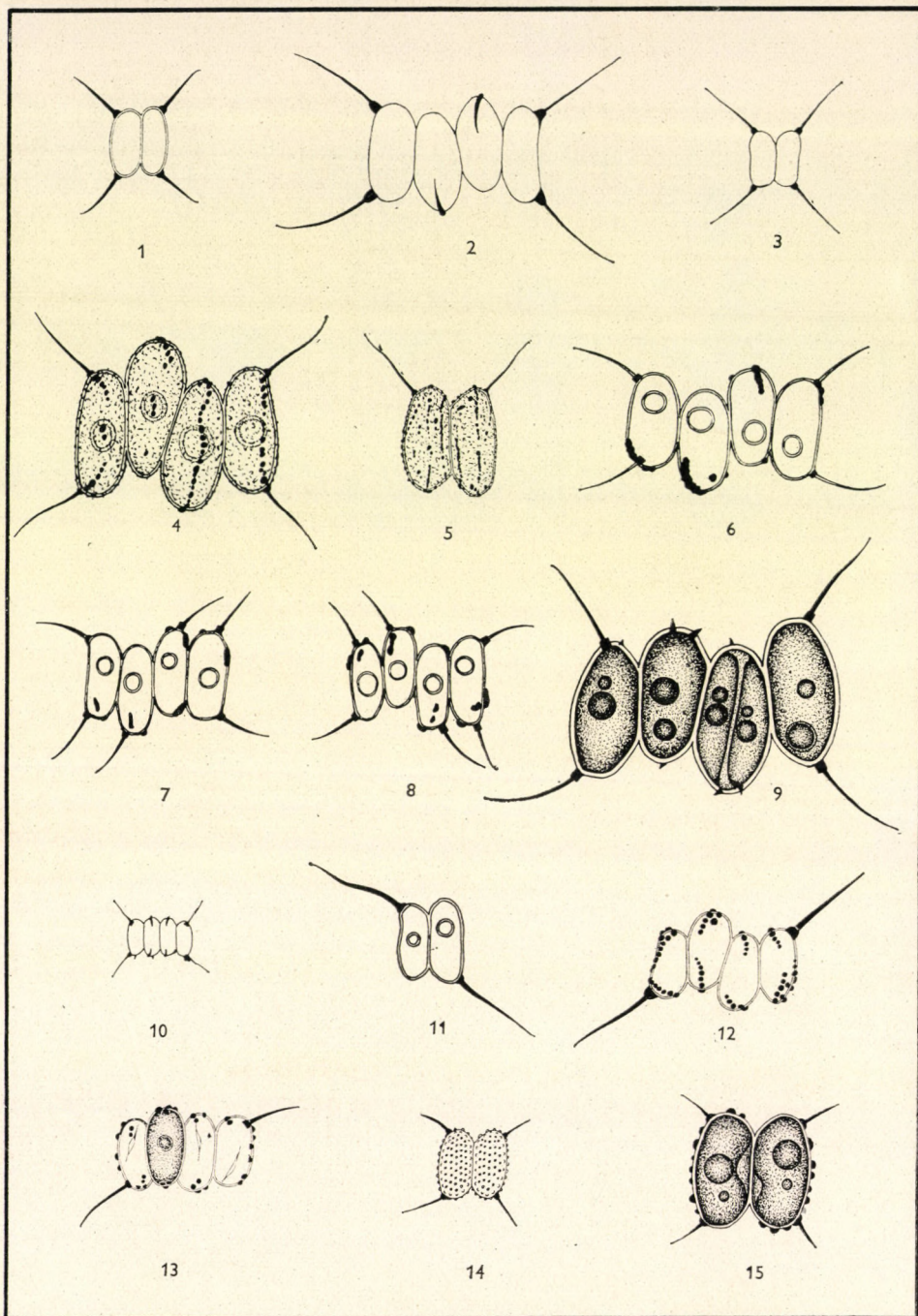
(Eingegengen: am 1. Januar 1973)

Scenedesmus sooi Hortob. was the first species of the genus known with a columelles on semispheroid thorny basis. Since its description in 1954, it was found in several biotops in Hungary and abroad. It belongs to the rarer algae everywhere and appears to favour the warmer seasons. Ten taxa of the species are discussed, with one variety new for science.

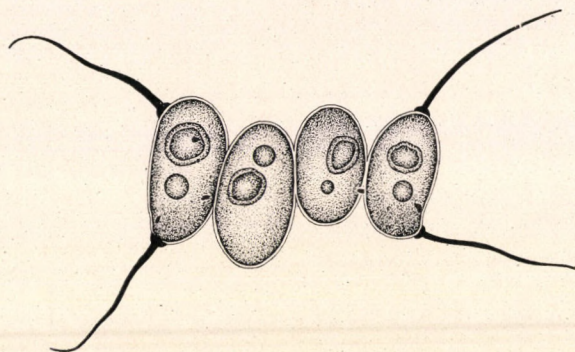
1. *Scenedesmus sooi* Hortob. Abb. 1—3

Scenedesmus sooi habe ich im Band I. Heft 1—2 der "Acta Botanica Hung." 1954 beschrieben (S. 104—120), nachdem ich diese Grünalge (*Chlorophyta*, *Chlorophyceae*, *Chlorococcales*) im Frühjahr 1951 im Fischteiche No. VII der Hortobágyer Fischwirtschaft gefunden hatte. Ich charakterisierte sie als ein seltenes, koexogenes Mitglied der Frühjahrsphytozönose. Sie wich von allen bisher beschriebenen *Scenedesmus*-Arten durch den säulenartigen und halbkugelförmigen Stachelansatz der langen Rand-Stacheln ab.

Ihr zweites Vorkommen wurde von UHERKOVICH 1958 erwähnt. Er fand sie im Fluss Tisza (Theiss) bei Szeged in einem frühherbstlichen Plankton und beschrieb sie als einen seltenen Organismus (S. 37). Während es sich bei den von mir im Hortobágyer Fischteich gefundenen Algen um vierzellige Zönobien handelten, betraf die von UHERKOVICH in einer Abbildung publizierte Alge das erste zweizellige Zönobium. Er entdeckte die Alga in seiner Sammlung von 8. September 1957. In seiner 1961 veröffentlichten Abhandlung teilt UHERKOVICH mit, dass er sie im Algenbelag von Schilfrohr im Altarm der Theiss bei Szolnok gefunden hat; auch hier tritt sie sehr selten auf (S. 93). In seiner Studie aus dem Jahr 1962 berichtet er über die Häufigkeit ihren Vorkommens; er stellt fest, dass die Alge auch im Sommer gesammelt wurde (S. 117—119) und erwähnt die Art 1962 aus der Stromlinie der Theiss bei Szolnok; ihr Vorkommen bleibt unter 1% (S. 354).

SZEMES beschreibt diesen *Scenedesmus* in seiner 1964 veröffentlichten Arbeit zum erstenmal aus der Donau. Die Alge trat bei Ásványráró im August äusserst selten, bei Gönyü im Juni ebenfalls selten, bei Komárom im Juni und Juli ähnlich selten, bei Dunaújváros und bei Paks im Juni und bei Mohács im Juli gleichfalls höchst selten auf. Die Sammlungen stammen aus dem Jahr

Tafelerklärung

1—3. *Scenedesmus sooi* Hortob. Abb. 3. nach Uherkovich
4—5. *Sc. sooi* Hortob. var. *verrucosus* Hortob. 5. Abnormität.
6. *Sc. sooi* Hortob. var. *symmetro-granulatus* Hortob.
7—8. *Sc. sooi* Hortob. var. *symmetro-caudatus* Hortob.
9. *Sc. sooi* Hortob. var. *collaris* (Hortob.) Hortob.
10. *Sc. sooi* Hortob. var. *tiszae* Uherkov. Nach Uherkovich
11. *Sc. sooi* Hortob. var. *bicaudatus* Hortob.
12—13. *Sc. sooi* Hortob. var. *bicaudatus* Hortob. f. *danubialis* Hortob.
14—15. *Sc. sooi* f. Hortob. *granulatus* Hortob.

1960 (S. 191). Nach den Sammlungen von 1961 hat er sie bei Dunaújváros und Paks im März, bei Mohács im April, bei Budapest, Paks, Baja und Mohács im Juni beobachtet (1971. S. 246). In seiner 1964 herausgegebenen Studie beschreibt UHERKOVICH die Art aus seinen Sammlungen von 1962. In der mit

16. *Sc. sooi* Hortob. n. var. *insignis* Hortob.

einem Planktonnetz entnommenen Probe belief sich ihr Vorkommen im Juni in der Theiss bei Szolnok auf 500/Liter; die Zahl der Organismen erreichte am 5. und 6. September in einer ebenfalls mit dem Planktonnetz durchgeführten Sammlung 2000/Liter (S. 156).

TAMÁS erwähnt sie in seiner 1966 publizierten Arbeit. Er sammelte sie im Juni 1958 im toten Arm Sugovica der Donau bei Baja im Periphyton der Landungsmolos gesammelt. Nach ihm kommt die Art sporadisch vor (S. 352). SZEMES veröffentlicht sie 1966 aus dem herbstlichen Phytoplankton der Donau bei Ercsi, Paks und Baja. Überall war sie mit September höchst selten (S. 180). UHERKOVICH erwähnt sie 1966 in der Zeitschrift »Hydrobiologia« aus dem oberen, mittleren und unteren Lauf der Theiss, ausserdem aus dem Fluss Szamos und dem Östlichen Hauptkanal. Er beschreibt ihr Vorkommen als ziemlich häufig (S. 270). In seiner ebenfalls 1966 publizierten Studie erwähnt er sie (S. 370) vom Mai 1964 aus dem Östlichen Hauptkanal bei Berettyóújfalu. In seiner Arbeit »Die *Scenedesmus*-Arten Ungarns« (1966) schreibt er wörtlich: »Die Vertreter sowohl der Art als auch ihrer Varietäten wurden in mehreren ungarländischen Gewässern und wiederholt angetroffen« (S. 101). SZEMES bezeichnet als Orte ihren Vorkommens in der Donau die Länder Rumänien, Bulgarien, Ungarn und die Tschechoslowakei (1967). Nach ihm lebt sie im Plankton, Benthos, und Schlamm (S. 103).

1968 habe ich im Speicherbecken am indischen Flusse Jamuna bei Wazirabad zweizellige Zönobium der Art gefunden (April—Juni). Kommt selten vor (S. 64).

UHERKOVICH berichtet 1968 Daten von Vorkommen in der Theiss bei Szolnok in einer Sammlung vom Oktober 1966. In selben Jahr beschreibt er die Art aus Finnland aus einer Sammlung bei Pojowiek im September 1964. Die Zellen der vierzelligen Zönobien sind grösser als die der in Ungarn gesammelten Algen (S. 12). In einer 1969 herausgegebenen Studie berichtet UHERKOVICH über das Vorkommen der Art in einem Phytoseston der Donau im September 1966 bei Baja. Ihre Literzahl betrug 2000, und sie stellte 0,03% der Phytozönose (Tab. VI). Die Abmessungen der Zellen betragen nach ungarischen und ausländischen Angaben 4—9,5×2—4,5 μ. Die Randstacheln sind zusammen mit dem Stachelansatz 5,6—7 μ, die Stacheln auf den Interzellen 2—2,5 μ lang.

Scenedesmus sooi ist in Ungarn allgemein verbreitet, und auch an mehreren ausländischen Standorten ist sie gefunden worden.

In den letzten Jahren haben wir mehrere Varietäten und Formen von *Scenedesmus sooi* entdeckt. Ich selbst habe 1959 drei Varietäten aus den Fischteichen von Buzsák beschrieben.

2. *Scenedesmus sooi* Hortob. var. *verrucosus* Hortob. Abb. 4—5

Die Zellen sind grösser, sie messen 9—13×3,7—5,4 μ. Die Stacheln an den Polen bei den Randstacheln sind 6—9 μ lang. Die Membran ist rauh, an den Zellen befinden sich in Richtung der Längsachse kürzere-längere Warzenreihen. Sie kommt selten vor (S. 49). In den Fischteichen von Buzsák habe ich auch abnormale Exemplare gefunden: an den unteren Zellenpolen des zweizelligen Zönobiums fehlten die Stacheln, auch der Stachelansatz war unentwickelt (1967, S. 37). Die Abmessungen der Zellen betrugen 11,7—13×5—5,4 μ. Länge der Stacheln: 8—9 μ. Auch hier selten.

3. *Scenedesmus sooi* Hortob. var. *symmetro-granulatus* Hortob. Abb. 6

Die Zellen sind mit 6,5—7,5×3—3,5 μ kleiner als bei der obigen var. Länge der Stacheln: 4,5—5 μ. An der glatten Membran erstrecken sich von einem Zellenpol aus in spiegelbildlich symmetrischer Anordnung kürzere Warzenreihen, am anderen Pol ist höchstens eine Warze zu sehen (S. 49—50). Kommt selten vor.

4. *Scenedesmus sooi* Hortob. var. *symmetro-caudatus* Hortob. Abb. 7—8

Die Zellen sind ähnlich gross wie oben: 6—7×2,6—2,8 μ. Länge der Stacheln 3—4 μ. An den mittleren Zellen entwickelt sich auf dem einen Pol in alternierender Anordnung je ein den Randstacheln ähnlicher Stachel. In der Nähe der Pole sind einige Wülste oder auch eine kurze Wulstreihe möglich. Kommt selten vor (S. 50).

5. *Scenedesmus sooi* Hortob. var. *collaris* (Hortob.) Hortob. n. comb. Abb. 9

(Syn.: *Scenedesmus collaris* Hortob., Nova Hedwigia **1**/1, Weinheim, 1959, S. 49)

Unter dem Namen *Scenedesmus collaris* Hortob. habe ich aus Buzsák eine neue Art beschrieben. In seiner Arbeit über die ungarischen Scenedesmen bemerkt UHERKOVICH über diesen Organismus mit Recht: »Es sei hier bemerkt, dass die unter dem Namen *S. collaris* Hortob. beschriebene Alge kaum eine selbständige Art ist, sondern in den Formenkreis der Art *S. sooi* einzugliedern wäre« (1966, S. 102).

Die Art weist in ihrem Formenkreis mit 13—14,3×6—7 μ die grössten Zellen auf. Länge der Stacheln: 9—10 μ. An den Polen der Interzellen sitzen 1—2, an den Randzellen je ein kurzer dicker Stachel. Sonst ist die Membran glatt. Die Zellen stehen in alternierender Anordnung. Deutlich ist der charakteristische Stachelansatz in ihre Abmessungen und in den dicken Stacheln an den Polen ab. Kommt selten vor.

6. *Scenedesmus sooi* Hortob. var. *tiszae* Uherkov. Abb. 10

Er fand diese Varietät in einigen Exemplaren im Dezember 1957 in der Theiss bei Szeged. Grösse der Zellen: 10—11×4, 4,5—4,8 μ. Länge der Stacheln mit breitem Stachelansatz an den Randzellen: 7,5—9 μ. Neben diesen kann auch ein kleiner Zahn vorhanden sein. An den Interzellen entwickelt sich eine sehr kurze Rippe, neben der auch ein kleiner Stachel stehen kann. Die Zellen alternieren nicht. Die Varietät unterscheidet sich von der Stammform durch ihre kleinen Zähne und die geraden Zönobien (1960, S. 411, 1966, S. 102—103).

7. *Scenedesmus sooi* Hortob. var. *bicaudatus* Hortob. Abb. 11

Ich beschrieb sie 1968 aus dem Speicherbecken am Fluss Jamuna bei Okhla in Indien (S. 65). Sie war in den Probeentnahmen von April bis Juni aufzufinden. Zellengrösse: 8,4—9,6×3—4 μ. Die in der einen Diagonalschief stehenden kräftigen, etwas gebogenen oder welligen Stacheln sind 10,6—11 μ lang; sie entspringen einem halbkugelförmigen Ansatz. — Seltene Varietät.

8. *Scenedesmus sooi* Hortob. var. *bicaudatus* Hortob.
f. *danubialis* Hortob. Abb. 12—13

Ich fand diese Varietät im August und September 1969 in der Donau bei Budapest. Grösse der Zellen: 8—9,2×3,4—4,2 μ, Die Länge der in einer Diagonale stehenden Stacheln beträgt 6—10,7 μ. An den Zellen sind von den

Polen ausgehende kürzere-längere Wulstreihen zu sehen, oder die Wülste befinden sich an den Interzellen, in der Nähe der Pole und an den nach aussen gelegenen Seitenwandteilen. Von der var. *bicaudatus* unterscheidet sie sich durch mehrere grosse Wülste. Ich veröffentlichte sie 1973 (S. 110). Kommt selten vor.

9. *Scenedesmus sooi* Hortob. f. *granulatus* Hortob. Abb. 14—15

Diesen *Scenedesmus* habe ich in Hanoi (Vietnam) im Januar 1966 in einer Teichbodenprobe aus dem Kleinen See gefunden und 1969 beschrieben (S. 49, 69). Zellengrösse: 7,8—10,4 × 3,8—4,5 μ. Länge der Stacheln: 2,8—5,2 μ. Die Membran ist mit Wülsten bedeckt. Seltene Form. Sein zweites, bisher nicht publiziertes Vorkommen ist mit den Grossen See in Tata verbunden. Ich habe ihn im Juni 1972 gesammelt. Die Wülste der Membran sind unterschiedlich gross. Abmessungen der Zellen: 8—9 × 4,3—4,6 μ. Länge der Stacheln: 2,6—3,2 μ. Kommt selten vor.

10. *Scenedesmus sooi* Hortob. var. *insignis* Hortob. n. var. Abb. 16

Die Zellen der Zönobien befinden sich nicht in derselben Ebene, auch die Zellen sind im Verhältnis zueinander gebogen und ihre Dimension beträgt 13—14,5 × 7,5—8,5 μ. Stacheln finden sich nur an den Randzellen, sie sind kräftig, haben stumpfe Spitzen und sind meist wellig; sie sind 15,5—17 μ lang. Auffallend entwickelte Pyrenoiden. Glatte Membran. Die Exemplare wurden aus der Donau bei Budapest gesammelt (Grundwasseranreicherungsbecken der Wasserwerke von Budapest). Seltene Varietät. Sie unterscheidet sich von der Stammform durch ihre bedeutend grösseren Zellen, gebogenen Zönobien innerhalb der Zönobien, durch die verschiedene Gekrümmtheit der Zellen, ferner durch die längeren, dickeren, stumpfspitzigen und im allgemeinen welligen Stacheln.

Scenedesmus sooi und die artuntergeordneten Taxonen gehören überall zu den seltenen Algen. Ähnlich der übrigen *Scenedesmus* bevorzugen sie die wärmeren Perioden. Obwohl ihre Literzahl nicht hoch ist, haben sie eine erhebliche Verbreitung. Sie kommen in den Gewässern Ungarns — seien es stehende oder fliessende Gewässer — vor. Auch im Ausland zeigen sie eine ähnliche Verbreitung. Ihre Erkennung ist in erster Reihe der Phasenkontrast-Mikroskopie mit ihrem grösseren Auflösungsvermögen zu verdanken.

Die Art sondert sich von übrigen Scenedesmen deutlich ab. Ihre Selbständigkeit bekräftigen die bisher in grösserer Zahl gefundenen artuntergeordneten Taxonen, die auch die parallel aufscheinenden Morphosen in der Gattung illustrieren.

Scenedesmus sooi war die erste Art der Gattung, mit breiten Stachelansatz. Seit ihrer Beschreibung wurden mehrere *Scenedesmus*-Arten mit breiten Stachelansätzen und zahlreichen artuntergeordneten Taxonen entdeckt.

Scenedesmus sooi Hortob. var. **insignis** Hortob. n. var. Fig. 16

Coenobia inclinata, e cellulis 13—14,5×7,5—8,5 μ. inter se detortis, membrana levibus composita. Poli cellularum extimarum tantum spinis singularibus crassis, obtusis, plerumque undulatis, 15,5—17 μ longis ornati. Pyrenoidae conspicue magnae. Mense Majo, in aqua fluminis Danuvii ad Budapest, Hungaria, raro.

A typo magnitudine cellularum, coenobiis inclinatis, cellulis inter se detortis atque spinis longioribus, crassioribus, obtusis et plerumque undulatis differt.

LITERATUR

1. Hortobágyi, T. (1954): Les nouveaux micro-organismes de l'établissement piscicole de Hortobágy et du lac de Szelid. Acta Bot. Acad. Sc. Hung. **1,** 89—123.
2. Hortobágyi, T. (1957a): Algák két hortobágyi halastóból. (Algen aus zwei Fischteichen von Hortobágy). Acta Acad. Paed. Agriensis **3,** Eger p. 361—408.
3. Hortobágyi, T. (1957b): Két hortobágyi halastó algáinak kvalitatív analízise (Qualitative Analyse der Algen in zwei Fischteichen von Hortobágy). Hidr. Közl. **37,** 2—15.
4. Hortobágyi, T. (1959): Algen aus den Fischteichen von Buzsák. I. Nova Hedwigia **1,** Weinheim, 41—64.
5. Hortobágyi, T. (1962): Parallele Morphosen (Konvergenzen, Abnormitäten) bei der Gattung Scenedesmus. Acta Bot. Acad. Sc. Hung. **8,** Budapest, 243—262.
6. Hortobágyi, T. (1963): A buzsáki halastavak algáinak kvalitatív vizsgálata (Qualitative Untersuchung der Algen der Fischteiche in Buzsák). Hidr. Közl. **43,** 438—443.
7. Hortobágyi, T. (1964): A Scenedesmusok konvergenciái s azok jelentősége (Convergencies of the Scenedesmus and their significance). Acta Biol. Acad. Sc. Hung. **11,** 155—166.
8. Hortobágyi, T. (1967): Neue Beiträge zur Kenntnis der Scenedesmen Ungarns. Acta Bot. Acad. Sc. Hung. **13,** 21—60.
9. Hortobágyi, T. (1968a): Az agrai, wazirabadi és okhlai víztározók növényi mikroszervezetei (Phytoplankton Organisms from Agra, Wazirabad and Okhla Reservoirs). Hidr. Közl. **48,** 481—495.
10. Hortobágyi, T. (1968b): Phytoplankton Organisms from three Reservoirs on the Jamuna River, India. Studia Biol. Acad. Sc. Hung. Nr. 8. Budapest.
11. Hortobágyi, T. (1969a): Report of an algal bloom in Viet-Nam. Acta Biol. Acad. Sc. Hung. **20,** 23—34.
12. Hortobágyi, T. (1969 b): Algen aus Vietnam. IV. Chlorophyta II. (Scenedesmen, Conjugatophyceae) Acta Bot. Acad. Sc. Hung. **15,** 37—69.
13. Hortobágyi, T. (1971): Neue Scenedesmen mit säulenartig verbreiterter Stachelbasis Acta Bot. Acad. Sc. Hung. **17,** 83—89.
14. Szemes, G. (1964): Untersuchungen über das Phytoplankton der ungarischen Donaustrecke in Sommermonaten. (Danubialia Hungarica **25**) Ann. Univ. Sc. Budapest. sect. Biol. **7,** 169—199.
15. Szemes, G. (1966): Untersuchungen über das Phytoplankton der ungarischen Donaustrecke in Herbstmonaten. (Danubialia Hungarica 38.) Opuscula Zool. **6,** Budapest 157—185.
16. Szemes, G. (1967): Systematisches Verzeichnis der Pflanzenwelt der Donau mit einer zusammenfassenden Erläuterung. Limnologie der Donau Liefg. 3, Stuttgart, 70—131.
17. Szemes, G. (1971): Untersuchungen über das Phytoplankton des ungarischen Donauabschnittes in Frühjahrsmonaten. Ann. Univ. Sc. Budapest. sect. Biol. **13,** 173—252.
18. Tamás, G. (1966): Mikroflora aus dem Periphyton der Landungsmolen der Donau zwischen Budapest und Mohács. (Danubialia Hungarica 28.) Ann. Univ. Sc. Budapest. sect. Biol. **8,** 345—356.
19. Uherkovich, G. (1958): Das Leben der Tisza. IV. Das Potamophytoplankton bei Szeged im Herbst und Winter 1957/58. Acta Biol. **4,** Szeged, 23—40.

20. UHERKOVICH, G. (1959): Adatok a Tisza potamophytoplanktonja ismeretéhez. I. A Tisza szegedi potamophytoplanktonja egy esztendei folyamatos vizsgálatának fontosabb eredményei (Beiträge zur Kenntnis des Potamophytoplanktons der Theiss I. Wichtigere Ergebnisse der einjährigen kontinuierlichen Untersuchung des Potamophytoplanktons der Theiss bei Szeged). Hidr. Közl. **39**, 154—162.
21. UHERKOVICH, G. (1960): Beiträge zur Kenntnis über das Vorkommen der Scenedesmus-Arten in Ungarn II. Die Scenedesmus-Arten der Tisza (Theiss) und ihrer Nebenflüsse. Acta Bot. Acad. Sc. Hung. **6**, 405—426.
22. UHERKOVICH, G. (1961): Das Leben der Tisza. XIV. Ergänzende Beiträge zur Kenntnis der Algenvegetation des Szolnoker Tisza-Altwassers. Acta Biol. **7**, Szeged, 89—94.
23. UHERKOVICH, G. (1962 a): Adatok a Tisza potamophytoplanktonja ismeretéhez. III. A szolnoki mederszakasz őszi és tavaszi planktonalga együttesei, a mederszakasz szaprobiológiai jellegzetességei (Beiträge zur Kentnis des Potamophytoplanktons der Theiss III. Planktonalgengemeinschaften des Szolnoker Flussabschnitts im Frühling und Herbst, saprobiologische Kennzeichen des Flussabschnittes.) Hidr. Közl. **42**, 348—358.
24. UHERKOVICH, G. (1962 b): Das Leben der Tisza. XIX. Die Planktonalgengemeinschaften der Tisza (Theiss), mit besonderer Rücksicht auf die zönologische Stellung der Scenedesmus-Arten. Acta Biol. **8**, Szeged, 115—121.
24. UHERKOVICH, G. (1964): Das Leben der Tisza. XXV. Die quantitativen, bzw. saprobiologischen Verhältnisse des Phytoplanktons im Szolnoker Flussabschnitt. Acta Biol. **10**, Szeged, 147—161.
26. UHERKOVICH, G. (1966 a): Adatok a Tisza potamofitoplanktonja ismeretéhez. V. További adatok a Keleti Főcsatorna fitoplanktonjához (Beiträge zur Kenntnis des Potamophytoplanktons der Theiss V. Weitere Daten zum Phytoplankton des Östlichen Hauptkanals). Hidr. Közl. **46**, 368—372.
27. UHERKOVICH, G. (1966 b): Die Scenedesmus-Arten Ungarns. Budapest.
28. UHERKOVICH, G. (1966 c): Übersicht über das Potamophytoplankton der Tisza (Theiss) in Ungarn. Hydrobiologia **28**, The Hague, 252—280.
29. UHERKOVICH, G. (1968 a): Adatok a Tisza potamofitoplanktonja ismeretéhez. VI. A népesség-maximumok kialakulásának kérdéséhez (Beiträge zur Kenntnis des Potamophytoplanktons der Theiss VI. Zur Frage der Ausbildung von Bevölkerungsmaxima). Hidr. Közl. **48**, 315—323.
30. UHERKOVICH, G. (1968 b): Zur Chlorococcalen-Flora Finnlands. I. Ekenäs-Tvärminne-Gegend. 1. Acta Bot. Fenn. **82**, Helsinki, 3—26.
31. UHERKOVICH, G. (1969): Über die quantitativen Verhältnisse des Phytosestons (Phytoplanktons) der Donau, Drau und Theiss. Acta Bot. Acad. Sc. Hung. **15**, 183—200.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1—4) pp. 421—439 (1973)

ZWEI NEUE BUSCHWALDASSOZIATIONEN DES WESTBALKANS (ALBANIEN)

Von

P. Jakucs

BOTANISCHES INSTITUT, d. L. KOSSUTH-UNIVERSITÄT DEBRECEN

(Eingegangen: am 1. Januar 1973)

The study describes two new xerothermous scrubwood-like assoziation of Submediterranean type in Albania (Westhern Balkans). The *Cynancho (albanici)-Ostryetum carpinifoliae* mixed rock wood is a plant assoziation of a relict character, developed at 900—1100 m. a.s.l. on the rocky hill-sides of limestone mountains in Central Albania. It can be considered the southern continuation of the Illyric *Seslerio-Ostryetum*. The *Salvio (ringenti)-Buxetum sempervirentis* sibljak-like low scrub wood a characteristic Central Balkan association of the serpentine mountains near the Ochrid Lake. The descriptions give the structure relations of both new associations, their characteristic phytocoenological species combinations, as well as the area-type distribution of the species in the associations and the spectrum of their life forms.

In den vergangenen Jahren wurden zahlreiche wertvolle Studien über die grossen Vegetationseinheiten der Balkanhalbinsel sowie über ihre zonale Gliederung veröffentlicht (Adamović 1907, 1909, 1929, Markgraf 1942, 1948, Rikli 1943, Oberdorfer 1947, Schmid 1949, Horvat 1954, 1962, Horvatić 1957, usw.). Die einzelnen Länder und Länderteile der Halbinsel (Jugoslawien, Bulgarien, Griechenland) sind in phytosoziologischer Hinsicht mehr oder weniger bereits erschlossen, es steht aber nur ein verhältnissmässig bescheidenes, auf soziologischen Tabellen beruhendes Kenntnismaterial über ein Land des westlichen Balkans, nämlich über Albanien zur Verfügung, welches eine der reichsten und mannigfaltigsten Vegetationen darbietet. Demzufolge würde die mit Hilfe einer soziologischen Analyse durchgeführte Durchforschung der weissen Flecke in den zentralen Teilen des Westbalkans auch zur besseren Beurteilung der speziellen balkanischen Vegetation und der mit ihr verbundenen mitteleuropäischen Florenwelt in bedeutendem Masse beitragen. Seit dem grundlegenden Markgrafschen Vegetationsstudium über Albanien (Markgraf 1932) sind über die einzelnen Teile der albanischen Vegetation nur wenige Abhandlungen erschienen (z. B. Kárpáti I.—Kárpáti V. 1961). Das vorliegende Studium wünscht diese Reihe weiterzuführen, indem es zwei neue, xerotherme, submediterranartige Buschwaldassoziationen beschreibt.

Die Feldaufnahmen wurden im Juli 1960 vorgenommen. Für ihre wertvolle Hilfe während meiner albanischen Studienreise spreche ich auch an dieser Stelle Herrn Prof. I. Mitrushi und Herrn Doz. D. Muraj (Tirana)

meinen besten Dank aus. Für die pflanzenbestimmende Arbeit des bearbeiteten Materials bin ich Herrn A. PÉNZES (Budapest) zu Dank verpflichtet (die Beschreibung neuer Arten: PÉNZES 1965, 1966). Die Bestimmung des problematischen *Galium*-Materials wurde von Herrn F. EHRENDORFER (Graz) freundlichst vorgenommen.

Cynancho (albanico)—Ostryetum carpinifoliae

(*Seslerio-Ostryetum albanicum*) n. ass. Tabelle I.

Die an *Ostrya carpinifolia* reichen, vermischte Laubkronenschichten aufweisenden Felsenwälder der illyrischen Gebiete sind vor allem von den italienischen südlichen Hängen der Alpen und von den jugoslawischen Gebieten der Dinariden bekannt. Ihre Bestände wachsen in Höhen von 600—1000 m, in steiler Südexposition, in erster Linie an Standorten mit Kalksteinfelsen und einer dünnen Bodenschicht. Der obere Teil ihrer Zone steht meist mit *Fagetum*-, der untere dagegen mit *Carpinus orientalis*-Wäldern in Berührung. Die ähnlichen Wälder auf jugoslawischem Gebiet wurden von I. HORVAT in eine Hauptassoziation, *Seslerio-Ostryetum carpinifoliae* zusammengefasst (zusammenfassende Tabelle: HORVAT 1959). Die Laubkronenzusammensetzung und das massenhafte Auftreten von *Sesleria autumnalis* in der Krautschicht des von mir untersuchten Waldes kann unbedingt als die südliche Fortsetzung der *Seslerio-Ostryetum*-Wälder betrachtet werden, von den letzteren weichen sie jedoch vor allem in der Krautvegetation so stark ab, dass eine Wertung als selbständige Assoziation berechtigt erscheint.

Die *Cynancho-Ostryetum*-Assoziation entstand auf den das Küstengebiet berührenden Kalksteinzügen Zentralalbaniens. Die soziologisch aufgenommene Bestände gedeihen auf den Felsenentblössungen des Mal i Dajti-Berges neben Tirana, 900—1100 Meter u. d. M., mit einem Neigungswinkel von 30—50° und in S—SW—W Exposition. Die schwer zugänglichen Stellen sind verhältnismässig frei von menschlicher Degradation und Weidung (mit Ausnahme der Aufnahmen Nr. 7—8 der Tabelle I). Das Grundgestein ist Kalkstein, der Boden ein bräunlicher und humusreicher (15—22%), 15—20 cm tiefer Skelettboden mit einem pH-Wert um 6,4. Die Höhe der 70—100 Jahre alten Bäume beträgt 8—12 m (die erste Verzweigung beginnt 2—4 m über der Bodenoberfläche). Der durchschnittliche Stammdurchmesser erreicht in 1,30 m Höhe 25—35 (—60) cm; auf einer Fläche von 10×10 m können durchschnittlich 8 Stämme gezählt werden. Der Deckungswert der Laubkrone erreicht 50—60%, an mehreren Stellen ist die Laubkrone mit der reichen Strauchschicht in horizontaler und vertikaler Richtung verflochten; die durchschnittliche Deckung dieser letzteren beträgt 60%, ihre Höhe dagegen 3—4 m. Die Gemeinschaft der Laub- und Strauchschicht ist demnach physiognomisch mit

den Kartsbuschwäldern verwandt; diese Verwandschaft kommt auch darin um Ausdruck, dass sich die Felsenwälder mosaikartig mit Flecken aus kleineren-rösseren Sträuchern, Halbsträuchern bzw. Krautarten vermischen. Trotz er verhältnismässig grossen gemeinsamen Deckung der Laub- und Strauch-

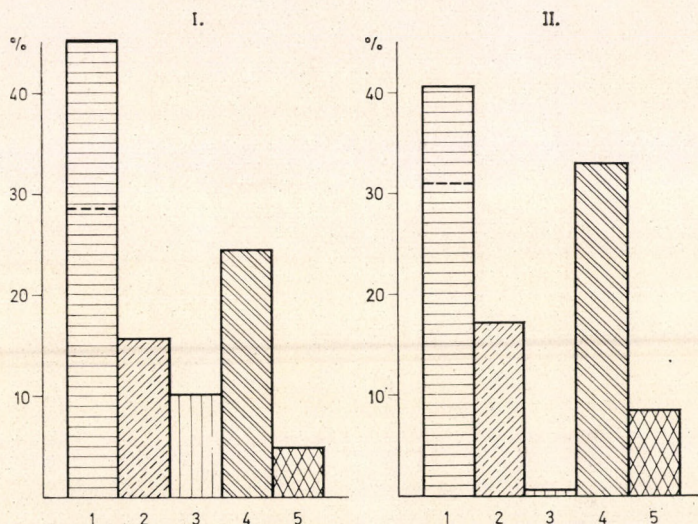



Abb. 1. Zönoelementendiagramme der zwei untersuchten Assoziationen, (nach dem Gruppenanteil gerechnet). I = *Cynancho-Ostryetum;* II = *Salvio-Buxetum;* 1 = *Orno-Cotinetalia*-Arten (oberhalb der Strichellinie: I = *Ostryo-Carpinion*-Arten; II = zentralbalkanische xerotherme Waldarten); 2 = *Quercetea pubescenti-petraeae;* 3 = *Carpino-Fagetea;* 4 = xerotherme Rasenarten; 5 = sonstige Arten

schicht ist die Krautschicht der Assoziation bei einem Deckungswert von 80—90% hoch entwickelt, und auch artenreich (in einem Quadrat von 20×20 m fanden sich 45—55 Krautarten).

In der Laubschicht von *Cynancho-Ostryetum* vermischen sich neben *Ostrya carpinifolia* konstanter- und subkonstanterweise *Acer obtusatum*, *Carpinus orientalis*, *Fraxinus ornus* und *Quercus pubescens*, wobei in der Laubkronenschicht einzelner Bestände auch *Juniperus oxycedrus*, *Quercus ilex* oder *Fagus silvatica* auftreten können. In der Strauchschicht sind die Strauchformen der bereits erwähnten laubkronenbildenden Arten massenhaft vertreten; ausserdem kommen noch mehr als 12 Straucharten mit mehr oder weniger hohem Konstanzwert vor.

Aufgrund der typischen Artenkombination kann *Cynancho-Ostryetum* in den *Ostryo-Carpinion orientalis*-Verband und dieser in die *Orno-Cotinetalia*-Ordnung bzw. in die *Quercetea pubescenti-petraeae*-Klasse eingeordnet werden (Abb. 1). Von den *Ostryo-Carpinion*-Arten der Krautschicht und den Kennarten der Assoziation sind die Arten *Sesleria autumnalis*, *Centaurea deustiformis*,

Tabelle 1

Cynancho (albanico)—Ostryetum carpinifoliae (Seslerio—Ostryetum albanicum) nov ass.

	1	2	3	4	5	6	7	8	K	A–D
Exposition	SW	SW	SW	S	SW	SSW	SW	W		
Neigungswinkel (in °)	25	30	40	40	45	35	30	35		
Meereshöhe in m	1100	1000	900	950	920	1000	1000	1000		
Deckung in % Baumschicht	50	25	65	55	75	50	10	30		
Strauchschicht	60	70	50	40	60	70	65	65		
Krautschicht	70	85	90	95	90	90	60	75		
Felsen	30	15	5	10	10	20	50	50		
Durschnittl. Baumhöhe in m	8	12	10	8	12	8	3	4		
Mittlere Durchmesser in cm	25	25	35	30	60	40	5	15		
Astfreiheit in m	2	2	4	3	3	2	—	1		
Durchschn. Strauchhöhe in m	3.5	4	2.5	3	3	3	2	2.5		
Alter etwa (Jahr)	70	75	60	70	100	80	30	30		
Stamm je 100 m²	8	7	8	9	7	10		16		
Aufnahme von P. Jakucs, 30, 6, 1960—29, 7, 1960										
Arten der Laub- (A) und Strauchschicht										
Charakterarten und **Ostryo-Carpinion** Verbandarten										
Subm(or) MM-M A *Ostrya carpinifolia*	1—2	2—3	2	2—3	2	3	+	.	V	+—3
Subm(or) MM-M *O. carpinifolia*	1	1	1—2	.	.	3	.	.	III	1—3
Illyr-Subm MM-M A *Acer obtusatum*	+	+	+	+	1—2	1—2	.	.	IV	+—2
Illyr-Subm MM-M *A. obtusatum*	1	1	+	+	1—2	1—2	.	.	IV	+—2
Illyr MM-M *Sorbus umbellata* ssp. *baldaccii*	.	+	+—1	+	+—1	.	.	.	III	+—1
Orno-Cotinetalia Arten										
Subm-Med(or) MM-M A *Carpinus orientalis*	1	+—1	+	+	1—2	+	1—2	1	V	+—2
Subm-Med(or) MM-M *C. orientalis*	1—2	1	2—3	3	2—3	1	3—4	4	V	1—4
Subm MM-M A *Fraxinus ornus*	+	+	.	+—1	+	.	1	.	III	+—1
Subm MM-M *F. ornus*	+—1	2—3	+	1—2	1—2	.	1—2	2—3	V	+—3
Med MM-M A *Juniperus oxycedrus*	.	.	.	.	.	.	+	.	I	+
Med MM-M *J. oxycedrus*	+	+	+—1	1	+—1	1—2	2—3	2—3	V	+—3
Med-Atl M-N *Rosa arvensis*	+—1	.	.	+	+	+	+	.	III	+—1
Subm-Med N *Coronilla emerus* ssp. *emeroides*	.	1	.	+	+	.	+	.	III	+—1
Balc M *Rhamnus cf. tinctoria*	.	.	+	+	.	.	+	.	II	+

Subm-Med	MM-M	*Acer monspessulanum*	.	.	.	+	.	+	.	1	II	+−1
Subm-Med	M	*Amelanchier ovalis* var, *grossedentata*	.	.	.	+	.	.	.	.	I	+
Subm(or)	M	*Crataegus orientalis*	.	.	.	.	.	.	.	1	I	1
Quercetea pubescenti-petraeae Arten												
Subm-Em	MM-M	A *Quercus pubescens*	.	1	2−3	2	+	+	+	.	IV	+−3
Subm-Em	MM-M	*Q. pubescens*	2	+−1	+	1	1−2	3	1	1−2	V	+−3
Subm-Em	M	*Cornus mas*	.	+−1	.	+−1	.	.	.	.	I	+−1
Balc-Eu	M	*Euonymus verrucosus*	.	+	.	.	+	.	.	.	I	+
Subm(or)	MM-M	*Quercus cerris*	.	.	.	+	.	.	.	.	I	+
Subm-Em	MM-M	*Sorbus torminalis*	.	.	.	.	+	.	.	.	I	+
Querco-Fagea (incl. **Fagetalia**) Arten												
Em	MM-M	A *Fagus silvatica*	+	.	.	.	.	+	.	.	I	+
Em	MM-M	*F. silvatica*	+	.	.	.	.	.	.	.	I	+
Quercetea ilicis Arten												
Med	MM-M	A. *Quercus ilex*	.	.	.	.	.	.	+	.	I	+
Med	MM-M	*Q. ilex*	.	.	.	.	.	.	+	+	I	+
Med	M	*Lonicera etrusca*	.	.	.	.	+	.	.	.	I	+
		Arten der Krautschicht										
Charakterarten und **Ostryo-Carpinion** Verbandarten												
Illyr	H	*Asperula scutellaris*	.	1	1	.	+	1	.	+	III	+−1
Illyr	H	*Centaurea adscendens*	+	+−1	.	.	+	+−1	+	.	III	+−1
Balc(occ)	H	*C. deustiformis*	+−1	+−1	+	+−1	.	+	+	.	IV	+−1
Balc(occ)	H	*Cynanchum huteri* var. *albanicum*	.	+	+	.	+	+	+	1	IV	+−1
Illyr	N	*Cytisus tommasinii*	+−1	+	+−1	.	+	+	+	.	IV	+−1
Balc(occ)	H	*Cirsium strictum*	.	+	+	+−1	+−1	+	.	.	III	+−1
Illyr	H	*Dianthus cruentus*	.	.	+	.	+	+	.	.	II	+
Illyr	H	*Hieracium stuppeum* ssp. *stupposum*	.	+	+	+−1	+	.	.	.	III	+−1
Illyr	H	*Sesleria autumnalis*	2	3−4	2	2−3	2	2	+	2	V	+−4
Balc(occ)	H	*Stachys baldaccii*	.	+	+	.	.	.	+	.	II	+
Illyr	H	*Silene reichenbachii*	.	.	+	+	+	.	.	.	II	+
Balc(occ)	H	*Trifolium patulum*	.	+−1	+	.	+	.	.	.	II	+−1

Tabelle 1 (Fortsetzung)

			1	2	3	4	5	6	7	8	K	A–D
Orno-Cotinetalia Arten		(! = gemeinsame Arten mit xerothermen Rasen □ = gemeinsame Arten mit mesophylen Wäldern)										
Subm-Med	H	□ *Aremonia agrimonoides*	.	+—1	+	+	+	+	.	.	III	+—1
Subm-Med(or)	H	*Asyneuma limonifolium*	.	+	.	+	+	.	+	.	III	+
Med-Subm	G	*Asparagus acutifolius*	.	.	.	+	.	.	.	.	I	+
Med(or)	H	□ *Calystegia silvestris*	.	.	.	.	.	.	+	.	I	+
Med-Subm	G	□ *Cyclamen neapolitanum*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
Subm	G	*Carex halleriana*	1—2	+	.	+	.	+—1	2—3	1—2	IV	+—3
Balc	TH	*Campanula lingulata*	+	+	+	+—1	+	+	+	.	V	+—1
Subm-Med	H	*Carex depauperata*	.	.	.	.	.	+	.	+	I	+
Illyr-Subm	H	*Dianthus inodorus*	.	.	+	+	+	.	.	.	II	+
Subm-Med	H-G	□ *Dactylis hispanica*	+	1—2	+	1	+	1	+	1	V	+—2
Balc(ce)	H	*Euphorbia lingulata*	+	.	+	.	+	1—2	1—2	1	IV	+—2
Subm(or)	H	*Echinops banaticus*	.	+	+	+	.	.	.	.	II	+
Subm(or)	H	*Danaa cornubiensis*	.	.	.	.	+	.	.	.	I	+
Balc(ce)	H	*Dictamnus albus* ssp. *macedonicus*	.	.	.	.	.	.	1—2	.	I	1—2
P-Med	H	*Ferulago galbanifera*	+	+	.	+	+	.	.	.	III	+
Subm(or)	G	*Himantoglossum calcaratum* var. *heldreichii*	.	.	.	.	.	.	+	.	I	+
Illyr-Balc	H	*Galium aristatum*	.	+	.	+	+	.	.	.	II	+
Balc-Subm	H	*Hypericum perforatum* ssp. *angustifolium*	.	.	.	.	.	+	.	.	I	+
Balc(ce)	H	*Lotus rostellatus*	1	.	.	+	+	+	.	.	III	+—1
Balc	H	! *Hieracium bauhinii* ssp. *magyaricum*	+	.	.	+	.	.	+	.	II	+
Balc(occ)	H	*Galium cinereum*	+	+	1	.	+	.	.	.	III	+—1
Subm-Med	Ch-H	! *Satureja montana*	+	+	1	+	+	.	+—1	+—1	IV	+—1
Subm	H	*Silene italica*	+	+—1	+	.	+	+	+	.	IV	+—1
Balc(ce)	H	! *Scabiosa triniifolia*	.	.	+	+	+—1	+	+	.	III	+—1
Subm	H	*Rubus tomentosus*	+—1	.	.	.	.	.	.	.	I	+—1
Balc(ce)	H	*Vinca balcanica*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
Balc	H	*Trifolium medium* ssp. *balcanicum*	2	2	+—1	1	1—2	+	.	.	IV	+—2

Quercetea pubescenti-petraeae Arten												
Cp	Th-H	*Arabis hirsuta*	+	+	+	+	+	+	+	.	V	+
Subm-Em	TH-H	*A. turrita*	.	+	+	+	.	.	.	+	III	+
Eua-Med	H	*Brachypodium pinnatum*	.	+	+	+	+	1	+	1—2	V	+—2
Atl-Med	TH	! *Campanula rapunculus*	.	+	+	+	.	.	.	+	III	+
Eu-Med	G	*Carex flacca*	1—2	.	.	+—1	.	2	.	.	II	+—2
Kt	G	! *C. humilis*	+	2—3	1—2	1	2	+	+	.	V	+—3
Em-Subm	H	□ *Chrysanthemum corymbosum*	+	.	.	+	.	1—2	.	.	II	+—2
Eua	H	! *Galium "erectum"-album*	1—2	.	.	+	.	1—2	2	1	III	+—2
Em-Subm	H	*Geranium sanguineum*	+	2	+—1	+—1	1—2	.	1	.	IV	+—2
Subm-Em	H	*Inula conyza*	.	.	.	.	+	.	.	.	I	+
Eua-Med	H	*Origanum vulgare*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
Cp	H	□ *Satureja vulgaris*	.	+	.	+	+	+	.	.	III	+
Subm-Em	Ch-H	! *Teucrium chamaedrys*	1—2	+	+	+	.	1	1	1	V	+—2
Querco-Fagea (incl. **Carpino-Fagetea** und **Fagetalia**) Arten												
Eua	H	*Campanula persicifolia*	+	+	.	+	.	.	.	.	II	+
Alb	G	*Cephalanthera rubra* ssp. *albanica*	.	.	.	+	.	.	.	.	I	+
Balc(occ)	G	*Doronicum columnae* ssp. *occidentale*	+—1	1	1	+	+	.	+	.	IV	+—1
Eua-Med	G	*Epipactis helleborine*	.	+	.	+	+	.	.	.	II	+
Em	H	*Festuca heterophylla*	.	.	+	1	1—2	1	.	.	III	+—2
Eua	H	*Fragaria vesca*	.	+—1	+	+	+	+	+	+	V	+—1
Atl-Med	E-M	*Hedera helix*	.	+	+	+	.	.	.	.	II	+
Balc-Alp	H	*Helleborus odorus*	+—1	.	.	.	.	+	.	+—1	II	+—1
Eua-Med	Th	*Lapsana communis*	+	.	.	.	.	.	.	.	I	+
Atl-Med	H	*Luzula forsteri*	.	.	.	+	+	.	.	.	I	+
Subm-Em	H	*Melittis melissophyllum*	.	+	+	1	+	.	.	.	III	+—1
Balc(ce)	H	*Phyteuma spicatum* var. *coerulescens*	.	.	.	.	+	.	.	.	I	+
Eua-Med	G	*Platanthera bifolia*	+	.	+	.	.	.	.	.	I	+
Med-Subm	H	*Primula columnae* var.	.	.	.	.	.	+	.	.	I	+
Atl-Med	Hú	*P. vulgaris* ssp. *rubra*	+	+	.	+	.	.	.	.	II	+
Alb	H	*Prunella albanica*	.	+	.	+—1	.	.	.	.	I	+—1
Subm-Em	H	*Symphytum tuberosum*	+	.	.	.	.	.	.	.	I	+
Eua-Med	H-Ch	*Veronica chamaedrys*	.	+	.	.	.	.	.	.	I	+
Eua-Med	H	*Viola* cf.*hirta*	.	.	.	+—1	+	.	.	.	I	+—1
Quercetea ilicis Arten (! = gemeinsame Arten mit mediterranen Garrigue)												
Med	H	! *Cistus villosus*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
Med	H	! *Euphorbia myrsinites*	+	.	.	.	.	+	.	.	I	+

Tabelle 1 (Fortsetzzung)

Rasenarten
1 = Arten mit *Festuco-Brometea* Gepräge
2 = Arten mit balkanischem Steppencharakter (*Scorzonero-Chrysopogonetalia*)
3 = Arten mit balkanischem Felsenrasencharakter (*Scorsonero-Chrysopogonetalia*)
4 = Arten mit einen Charakter von mediterranen Garrigue (*Cisto-Ericetalia, Cymbopogo-Brachypodietalia*)
5 = Arten mit balkanischem montan-subalpin Rasen Charakter

				1	2	3	4	5	6	7	8	K	A–D
Subm-Em	TH-H	3	*Aethionema saxatile*	.	.	.	+	.	+	+	.	II	+
Balc(ce)	H	5	*Alkanna boeotica*	.	.	.	.	.	+	.	+	I	+
Med(or)	H	3	*Alyssum campestre* var. *sartorianum*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
Illyr	H	3	*A. montanum* ssp. *molliusculum*	.	+—1	+	.	+	.	+	+	III	+—1
P-Pann	H	1	*Anthyllis polyphylla*	+	.	.	+	.	+	+	.	III	+
Subm-Med	TH	1	*Arabis muralis*	.	.	+	.	.	.	+	.	I	+
Subm-Em	Ch	3	*Artemisia alba* ssp. *saxatilis*	.	.	.	.	.	.	+	.	I	+
Balc(ce)	Th	2	*Campanula* cf. *phrygia*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
Balc(ce)	TH	5	*Carum* cf. *lumpeanum*	+	.	.	.	.	.	.	.	I	+
Med	Th	4	*Catapodium rigidum*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
Med-Subm	Th	1	*Cerastium brachypetalum* var. *luridium*	.	.	.	.	.	.	+	+	I	+
Med-Atl	H	3	*Ceterach officinarum*	.	+	+	+	.	.	.	+—1	III	+—1
Med	Th	4	*Crepis neglecta*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
Eua	Th	1	*Crupina vulgaris*	.	.	.	.	.	.	+	.	I	+
P-Med	Th	2	*Cynosurus echinatus*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
Subm-Em	N-H	1	*Dorycnium herbaceum*	+—1	.	+	.	+	+—1	+	.	III	+—1
Alb	TH	3	*Erysimum diffusum* var. *baldaccii*	.	.	+	-.	.	.	+	1	II	+—1
Subm-Med	H	3	*Festuca glauca*	+	1	2	+—1	+	.	.	.	III	+—2
Eua	H	1	*F. valesiaca*	1—2	+	+	.	+	1	+	.	IV	+—2
Med	Th	4	*Gastridium ventricosum*	.	.	.	.	.	.	+	1	I	+—1
Med-Subm	Ch-H	3	*Helianthemum nummularium*	+	.	.	+	+	+	.	.	III	+
Med-Subm	Ch-H	3	*H. nummularium* var. *discolor*	.	.	.	.	.	.	1	+	I	+—1
P-Pann-Balc	H	1	*Inula oculus-christi*	.	.	.	.	.	.	+	.	I	+
Med	Th	4	*Knautia integriuscula*	.	.	.	.	.	.	+	.	I	+
Med	H	2	*Koeleria splendens*	.	.	.	.	.	.	1	+	I	+—1
P-Med(or)	H	2	*Leontodon asper*	.	.	.	.	.	1—2	.	+	I	+—2
Subm-Med	H	2	*L. crispus*	+	+—1	1	+	+	+	.	.	IV	+—1
P-Med	H	1	*Melica transsylvanica*	.	.	+	+	.	.	.	+	II	+
Balc(occ)	H-Ch	3	*Moltkea petraea*	.	.	.	.	.	.	1	.	I	1

Subm-Em	G	1	*Muscari racemosum*	.	.	.	+	.	.	.	.	I	+
Eua-Med	H	1	*Poa bulbosa* v. *cripsa*	.	.	.	.	.	.	.	1	I	1
Subm-Med(occ)	H	2	*Polygala nicaeensis*	.	.	.	.	.	+—1	+	.	I	+—1
Med-Subm	H	2	*Potentilla hirta*	.	.	.	.	.	+	.	.	I	+
Med	H-N	4	*Salvia officinalis*	.	.	.	.	.	+—1	2	+	II	+—2
Eua-Med	H	1	*Sanguisorba minor*	.	.	.	.	.	+	.	.	I	+
Eu-Med	Th-TH	1	*Satureja acinos*	+—1	+	+—1	.	.	.	1—2	1	III	+—2
Med-Subm	TH-Th	4	*Sedum glaucum*	.	.	.	.	.	+	.	+	I	+
Med	Ch	4	*S. ochroleucum*	.	.	.	.	.	1	+	.	I	+—1
Balc(occ)	H	5	*Silene vulgaris* ssp. *marginata*	.	+	.	+	+	+	.	.	III	+
Balc(mer)	Ch	3	*Staehelina uniflosculosa*	.	+	1	.	+—1	.	+	.	III	+—1
P-Med	Ch	4	*Teucrium polium*	.	.	.	.	.	.	+	+—1	I	+—1
Illyr-Subm	H	2	*Thlaspi praecox*	.	.	.	.	.	+	.	+	I	+
Alb	Ch	2	*Thymus albanus*	.	.	.	+	.	+	.	+	II	+
Med-Subm	Th	4	*Trifolium physodes*	+	.	+	1	+—1	1	+	+	V	+—1
Alb	H-Ch	5	*Tunica saxifraga* ssp. *albanica*	.	.	.	.	.	+	.	.	I	+
P-Balc-Kauk	H	1	*Veronica jacquinii*	+	+	+	.	+	+	+	1	V	+—1
Med-Kozm	Th	4	*Vulpia myurus*	.	.	.	.	.	.	.	1	I	1
Andere Arten													
Eua-Kozm	H		*Achillea collina*	.	.	.	.	.	+	.	.	I	+
Eua	H		*Anthoxanthum odoratum*	.	.	.	+	.	.	+	+	II	+
Kozm	H		*Asplenium trichomanes*	.	+	.	.	.	.	.	.	I	+
Balc(occ)	H		*Ballota acuta*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
Eua	H		*Briza media* var. *albida*	.	.	+	.	+	+	.	.	II	+
Eua-Med	Th		*Geranium columbinum*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
Eua-Med	Th-TH		*Medicago lupulina*	.	.	.	.	.	.	+	+	I	+
Eua-Med	Th-TH		*Myosotis arvensis*	.	.	.	.	.	.	.	+—1	I	+—1
Med-Kozm	Th-TH		*Sherardia arvensis*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+
P-Med	Th		*Vicia grandiflora* var. *rotunda*	.	.	.	.	.	.	.	+	I	+

Cynanchum huteri v. *albanicum*, *Cytisus tommasinii* konstant und subkonstant häufig (K: III) kommen die Arten *Asperula scutellaris*, *Centaurea adscendens*, *Cirsium strictum*, *Hieracium stuppeum* ssp. *stupposum* vor; K: II = *Dianthus cruentus*, *Stachys baldaccii*, *Silene reichenbachii*, *Trifolium patulum*. Der Gruppenanteil dieser Arten erreicht zusammen mit den hierher einzureihenden Arten der Laub- und Strauchschicht 16,21% der gesamten Arten.

Die *Orno-Cotinetalia*-Arten der Assoziation sichern mit 28,91% den typischen submediterranen Charakter der gemischten Felsenwälder. Von den *Orno-Cotinetalia*-Arten sind konstant und subkonstant (V—IV): *Campanula lingulata*, *Carex halleriana*, *Dactylis hispanica*, *Euphorbia lingulata*, *Satureja montana*, *Silene italica*, *Trifolium medium* ssp. *balcanicum;* häufige Arten (III) sind noch *Aremonia agrimonoides*, *Asyneuma limonifolium*, *Ferulago galbanifera*, *Lotus rostellatus*, *Galium cinereum*, *Scabiosa triniaefolia*.

Die Klassenarten der europäischen xerothermen Wälder (*Quercetea pubescenti-petraeae*) sind an der Assoziation mit 15,82% beteiligt. Ihre Artenzahl ist verhältnismässig niedrig, ihr Konstanzwert dagegen höher. Aus ihrer Reihe können *Arabis hirsuta*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex humilis*, *Geranium sanguineum*, *Teucrium chamaedrys* hervorgehoben werden.

Die Arten der europäischen Laubwälder (*Querco-Fragea* Divisio-Arten) bzw. der europäischen mesophilen Laubwälder (*Carpino-Fagetea*) weisen eine höhere Artenzahl auf (10,35%), angesicht ihres Konstanzwertes können sie aber nur als abtönende Elemente betrachtet werden. Konstanzwerte von III—V erreichen nur die vier Arten *Doronicum columnae* ssp. *occidentale*, *Festuca heterophylla*, *Fragaria vesca*, *Melittis melissophyllum*.

Obwohl in niedrigerer Höhenlage — in kaum 400—500 m Entfernung in der Luftlinie — die immergrüne mediterrane Macchie die zonale Vegetation bildet, können die Arten dieser letzteren nur zufällig mit 1,36% in diese submediterranen Laubabwerfenden Wälder hinaufdringen.

Mit um so grösserer Artenzahl — jedoch mit niedrigem Konstanzwert — dringen in die *Cynancho-Ostryetum*-Bestände die Mitglieder der Rasenvegetation der baumfreien felsigen Gebiete ein (24, 42%). Den Konstanzwert von IV—V erreichen jedoch nur wenige von ihnen (*Festuca valesiaca*, *Leontodon crispus*, *Trifolium physodes*, *Veronica jacquinii*), was darauf hinweist, dass der Grossteil der in den Wäldern auftretenden Krautarten gelegentliche Vertreter der in unmittelbarer mosaikartiger Berührung stehenden Felsenrasen, Garigue oder der geschlossenen steppenartigen Flecke sind. Die *Festuco-Brometea*-Arten machen ca. 31% der Rasenarten aus, 45 Prozent bestehen aus westbalkanischen, submediterranen, xerothermen Steppen- und Felsenrasen-Arten (*Scorzonero-Chrysopogonetalia*); die typischen eumediterranen Garigue-Pflanzen (*Cisto-Ericetalia* und *Cymbopogo-Brachypodietalia*) erreichen 18%, die balkanischen montan-subalpinen Krautpflanzen dagegen 6%.

Die zönologische Artenzusammensetzung von *Cynancho-Ostryetum* scheint den Reliktcharakter der Assoziation zu beweisen. Zur Zeit der europäischen Vereisungen bildeten wahrscheinlich — ihrer speziellen Lage zufolge — eben die *Ostryo-Carpinion*-Wälder eine der wichtigsten Refugiumsmischungszonen der südwärts gedrängten und der lokalen Flora. Nach dem Rückzug

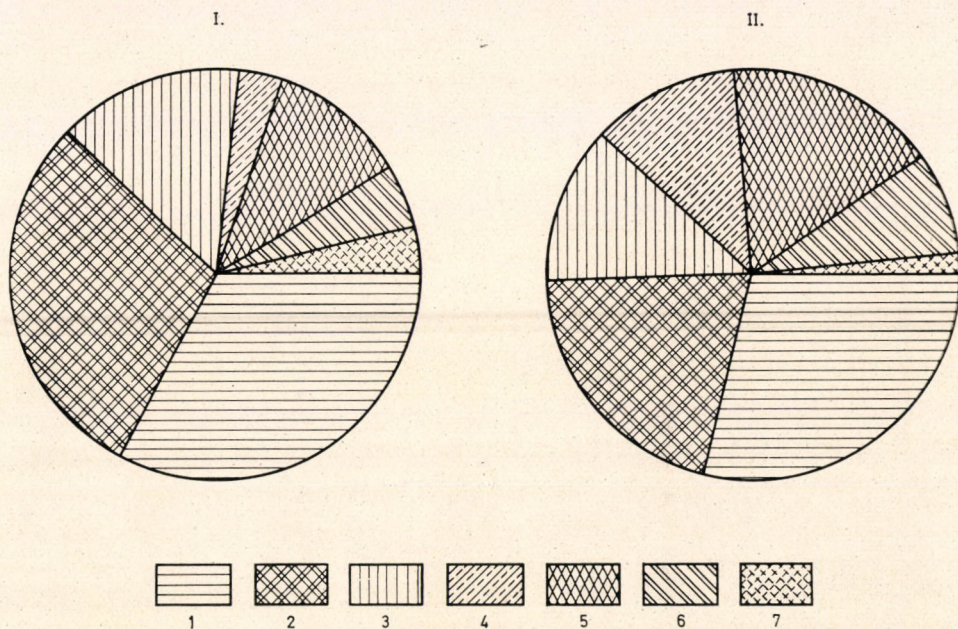



Abb. 2. Arealtypenverteilung der Arten der zwei Assoziationen. (I = *Cynancho-Ostryetum*, II = *Salvio-Buxetum*); 1 = balkanische Arten; 2 = submediterrane Arten; 3 = mediterrane Arten; 4 = pontische Arten; 5 = eurasische Arten; 6 = europäische Arten; 7 = kosmopolitische und zirkumpolare Arten

der Vereisungen haben die speziellen mikromosaikartigen Standortsverhältnisse der Assoziation die Lebensmöglichkeiten zum reliktären Weiterbestehen dieser Mischwälder kontinuierlich gesichert.

Auch die abwechslungsreiche Florenelementenzusammenzetzung der Assoziation zeigt ein interessantes Bild (Abb. 2). Die Bestimmung der in den Tabellen vorkommenden, zumeist balkanischen, neuen Arealtypen geschah — unter Berücksichtigung der Daten von Turril (1929), Markgraf (1932), Regel (1935), usw. — aufgrund der Bearbeitung zahlreicher diesbezüglicher Florenwerke und Abhandlungen mit ihrem Datenmaterial. Unter den Arealtypen sind — nach dem Gruppenanteil gerechnet — die balkanischen Elemente mit 33% vertreten. Annähernd 70% der balkanischen Arten gehören zum albanischen und westbalkanischen (Balc-occ) bzw. im weiterem Sinne zum illyrischen Arealtyp (Illyr, I-Subm, I-Balc, Balc-Alp). Der Anteil der sub-

mediterranen Arten ist in der Assoziation (mit 29,5%) sehr hoch. Der prozentuale Anteil der eher eumediterranen Arten beträgt 15%. Die mediterran-submediterranen und balkanischen Florenelemente sind an der Gesellschaft mit 77,53%, die eurasisch-pontisch-europäischen Arten mit insgesamt 20% beteiligt.

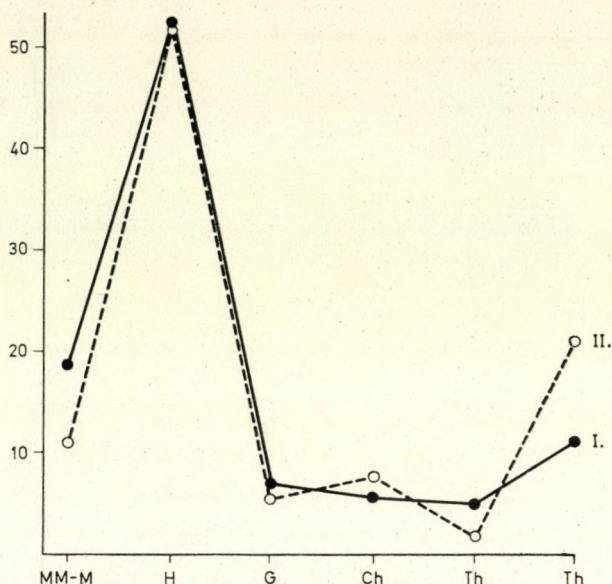



Abb. 3. Lebensformverteilungen in *Cynancho-Ostryetum* (I) und *Salvio-Buxetum* (II) (nach der Arten zahlgerecheten Werte)

In der Lebensformanalyse herrschen die Hemikryptophyten vor (nach der Artenzahl gerechnet, 52%), die Anteile der Bäume und Sträucher (MM-M) sowie der Therophyten sind hoch. Die Lebensformtypen von Chamaephyten, Geophyten und Hemitherophyten zeigen annähernd identische Anteile (5—6%, s. Abb. 3).

Salvio (ringenti)—Buxetum sempervirentis n. ass.

Die gewissermassen immergrünen Gebüsche — die dem Meeresklima nicht unmittelbar unterworfen sind — werden von ADAMOVIĆ (1909) Pseudomacchien genannt. Nach MARKGRAF (1932) gehören zu diesen in Albanien vor allem die das Serpentin-Grundgestein bevorzugenden Gebüsche mit *Buxus sempervirens*, die ausschliesslich Produkte der Degradation durch menschliche Eingriffe darstellen und an Stelle einstiger Hochwälder auftreten. Im Laufe meiner Studienreise in Albanien hatte ich an mehreren Stellen

Gelegenheit, diese Pseudomacchien mit *Buxus* studieren zu können, und meine Meinung über ihre Entstehung stimmt mit der Feststellung von MARKGRAF völlig überein. So scheint z. B. die Artenzusammensetzung der im folgenden dargestellten zönologischen Aufnahme (ja sogar der ganze äussere Habitus des aufgenommenen Bestandes) ein gutes Beispiel für diese halbwegs immergrünen, an Stelle von Hochwäldern entstandenen Pseudomacchien mit *Buxus* zu bieten.

Aufnahmeort: Zentralalbanien, westlich von Elbasan, felsiges Tal des Flusses Shkumbini. Exposition: N, Neigungswinkel: 35°. Bestand zwischen bänkigen Serpentinfelsen. Laubkronentdeckung 20%, (Baumhöhe 10 m, Stammdurchmesser 15 cm). Strauchdeckung 80—100%. Krautdeckung 25—40%.

Laubkronenschicht: (*Orno-Cotinetalia*-Arten) *Carpinus orientalis* +, *Acer monspessulanum* + — 1, *Fraxinus ornus* 1; (*Quercetea pub.-petr.*) *Quercus pubescens* +; (*Quercetea ilicis*) *Rhus coriaria* +, *Cercis siliquastrum* f. *oxycarpa* +.

Strauchschicht: (*Orno-Cotinetalia*-Arten) *Carpinus orientalis* 1—2, *Acer monspessulanum* +, *Fraxinus ornus* 1, *Buxus sempervirens* 4—5, *Colutea arborescens* 1—2, *Coronilla emerus* ssp. *emeroides* 1—2, *Ostrya carpinifolia*+, *Rhamnus albanica* +; (*Quercetea pub.-petr.*) *Vitis silvestris* +; (*Quercetea ilicis*) *Cercis siliquastrum* + — 1, *Rhus coriaria* +, *Juniperus oxycedrus* +, *Paliurus spina-christi* +, *Quercus ilex* +.

Krautschicht: (*Orno-Cotinetalia*-Arten) 1 = *Campanula lingulata*, + — 1 = *Cynanchum huteri*, *Digitalis laevigata*, *Dactylis hispanica*, + = *Acanthus longifolius*, *Asplenium adianthum-nigrum*, *Hypericum perforatum* ssp. *angustifolium*, *Galium longifolium*, *Lychnis coronaria*, *Lapsana communis* ssp. *intermedia*, *Stachys scardica*, *Veronica chamaedrys* ssp. *rigida*, *Vinca balcanica*. (*Quercetea pub.-petr.*-Arten) 1 = *Satureja silvatica*, + — 1 = *Arabis hirsuta*, + = *Arabis turrita*, *Teucrium chamaedrys*. (*Querco-Fagea*-Arten) + — 1 = *Brachypodium silvaticum*, *Geum urbanum*, + = *Asarum europaeum*, *Carex pairaei*, *Clematis vitalba*, *Prunella vulgaris*, *Phyteuma spicatum* v. *coerulescens*. (Xerotherme Rasenarten) + — 1 = *Cynosurus echinatus*, *Catapodium rigidum*, + = *Alyssum arduini*, *Ceterach officinarum*, *Linaria peloponesiaca*, *Orlaya grandiflora*, *Scabiosa triniaefolia*, *Stipa bromoides*. (Sonstige Arten) + = *Asplenium trichomanes*, *Ballota acuta*, *Bromus sterilis*, *Centaurea solstitialis*, *Campanula patula*, *Kitaibelia vitifolia*, *Melandryum album*, *Medicago lupulina*, *Trifolium arvense*, *Viola* sp.

In Zentralalbanien, im westlichen Uferland des Ohridi-Sees, in der Umgebung des oberen Laufes des Shkumbini-Flusses treten aber auf weiten Gebieten auch an *Buxus*-reiche Strauchwälder auf, deren äussere Physiognomie, ständig wiederkehrende spezielle Artenzusammensetzung und scheinbares Gleichgewicht mit den ökologischen Verhältnissen darauf schliessen lassen, dass sie entweder Original-Buschwälder oder seit mehreren Jahrhunderten konsolidierte Paraklimaxe sind. Ihre Erscheinung entspricht einer Lage zwischen den zentralbalkanischen xerothermen Buschwäldern und den Schibljaks. FUKAREK (1962) reiht in seinem Versuch einer zönologischen Klassifikation der balkanischen Schibljak-Assoziationen die in der *Quercion farnetto-* (*Qu. confertae-*) Zone der ägäisch-pontischen Gebiete auftretenden, kümmerlichen Buschwerke in den *Buxo-Syringion*-(nom. nudum-) Verband, diesen Verband dagegen in die *Cotino-Paliuretalia*-Ordnung, diese wieder in die *Quercetea pubescenti-petraeae*-Klasse ein. Die ökologischen Verhältnisse der von uns untersuchten Assoziation verweisen jedoch darauf, dass an diesem

Tabelle 2

Salvio (ringenti) — Buxetum sempervirentis nov. ass.

			1	2	3	4	5	K	A—D
Exposition			E	E—S	E	E	E		
Neigungswinkel (in °)			25	30	15	10	15		
Meereshöhe in m			570	560	570	590	570		
Deckung in % Strauchschicht			80	75	85	80	75		
Krautschicht			50	75	85	65	80		
Felsen			50	25	15	25	10		
Aufnahme von P. Jakucs, 17, 7, 1960.									
Arten der Strauchschicht									
Charakterarten und **Orno-Cotinetalia** Arten									
Atl-Med	M-MM	*Buxus sempervirens*	2—4	3—4	+	1	1	V	+—4
Subm-Em	M	*Colutea arborescens*	+	.	.	.	.	..I	+
Subm-Med	N	*Coronilla emerus* ssp. *emeroides*	.	.	.	+	+	II	+
P-Med	M	*Cotinus coggygria*	1—2	1—2	3	3—4	4	V	1—4
Subm	MM-M	*Fraxinus ornus*	1	1	1—2	2	1	V	1—2
Med	MM-M	*Juniperus oxycedrus*	1	1	1—2	+—1	1	V	+—2
Med-Subm	M	*Pistacia terebinthus*	.	.	+	.	+	.II	+
Subm-Atl	G	*Tamus communis*	+	.	.	.	.	I	+
Quercetea pubescenti-petraeae Arten									
P-Pann	MM-M	*Acer tataricum*	+	.	.	.	.	I	+
Eu	MM-M	*Quercus petraea*	1—2	1	2—3	3—4	3	V	1—4
Subm-Em	MM-M	*Qu. pubescens*	.	+	.	+	+	III	+
Arten der Krautschicht									
Charakterarten und **Orno-Cotinetalia** Arten		□ = Arten der mittelbalkanischen xerothermen Wäldern ! = gemeinsame Arten mit xerothermen Rasen)							
Med-Subm	G	*Asparagus acutifolius*	.	+	.	.	.	I	+
Atl-Med	H	*Asplenium adiantum-nigrum*	+	+	.	.	.	II	+
Subm-Med	H	*Carex depauperata*	.	.	.	+	+—1	II	+—1
Subm	G	*Carex halleriana*	1	1	2—3	+—1	1	V	+—3
Subm-Med	H-G	! *Dactylis hispanica*	+	+	+	+—1	+	V	+—1

Subm(or)	H	*Danaa cornubiensis*	+	+	+–1	1–2	+–1	V	+–2
Illyr-Subm	H	*Dianthus inodorus*	+	+	+	+–1	1	V	+–1
Balc(ce)-Moes	H	□*Dianthus pinifolius*	+	.	+	+	.	III	+
Balc(ce)	H	□*Dictamnus albus* ssp. *macedonicus*	1	.	+	1–2	+	IV	+–2
P-Med	H	*Ferulago galbanifera*	+–1	+	+	1	+	V	+–1
Balc	H	*Hieracium bauhini* ssp. *magyaricum*	.	.	.	+	.	I	+
Balc-Subm	H	*Hypericum perforatum* ssp. *angustifolium*	.	+	.	+	.	II	+
Balc(ce)	H	□*Hypericum rumelicum*	+–1	+	.	+	+–1	IV	+–1
Balc(ce)	Th-TH	□*Lapsana communis* ssp. *intermedia*	.	.	.	.	+	I	+
Med-Atl	Ch	*Ruscus aculeatus*	+	.	.	.	.	I	+
Balc-Kauk	H	□*Salvia ringens*	1	2	+	1–2	+	V	+–2
Subm-Med	Ch-H	! *Satureja montana*	+–1	.	+	+	.	III	+–1
Subm	H	*Scutellaria columnae*	.	+	.	.	+	II	+
Balc(occ)	Hú	*Seseli tommasinii*	.	+–1	+	1	1–2	IV	+–2
Subm-Med	H	*Silene paradoxa*	+	+–1	+	.	.	III	+–1
Balc	H	*Stachys scardica*	1	+–1	+	+–1	1	V	+–1
Balc(ce)	H-Ch	□*Tunica ochroleuca* ssp. *phtiotica*	+	.	+	.	+	III	+
Balc(ce)	TH	□*Veronica chamaedrys* ssp. *rigida*	+	.	.	.	.	I	+
Balc(ce)	H	□*Vinca balcanica*	.	.	+	+	.	II	+
Quercetea pubescenti-petraeae Arten									
Eua	H	! *Anthemis tinctoria*	+–1	+	+	+–1	+	V	+–1
Cp	Th-TH	*Arabis hirsuta*	+	.	.	.	.	I	+
Eua	H	! *Brachypodium pinnatum*	+–1	.	+–1	1	+	IV	+–1
Em-Subm	H	*Chrysanthemum corymbosum*	+	.	.	+	.	II	+
Eua	H	! *Galium mollugo* et "*erectum*"	.	+	1	+	+	IV	+–1
Em-Subm	H	*Geranium sanguineum*	+	1	+–1	+	+	V	+–1
Subm-Em	H	*Inula conyza*	.	+	.	.	.	I	+
Subm-Em	H	*Lathyrus latifolius*	+	.	.	.	.	I	+
Eua	H	*Sedum maximum*	+	.	.	.	.	I	+
Eue	H	! *Silene vulgaris*	+	+	+	+–1	+	V	+–1
Subm-Em	Ch-H	! *Teucrium chamaedrys*	+	.	+	.	.	II	+
Kt	H	*Thalictrum minus*	+	.	.	+	.	II	+
Xerotherme Rasenarten (**Festuco-Bromea** s.l.) (! = gemeinsame Arten mit der xerothermen Wälder)									
Subm-Em	TH-H	*Aethionema saxatile*	.	+	.	+–1	+	III	+–1
Eua	G	*Agropyron intermedium*	.	.	+–1	.	.	I	+–1
Balc(ce)	H	*Alkanna boeotica*	+	+	.	.	+	III	+
P-Med	TH-Ch	*Alyssum murale*	+	1–2	+–1	+	+	V	+–2
Balc-Med	Ch-H	*Alyssum saxatile*	.	.	+	.	+	II	+
Illyr-Balc	H	! *Asperula longiflora*	+	+	.	+	.	III	+
Eua	Th	*Bromus squarrosus*	+	+	.	1	+–1	IV	+–1

Tabelle 2 (Forsetzung)

			1	2	3	4	5	K	A–D
Balc	Th	*Bupleurum apiculatum*	+	+	.	+	.	III	+
Med	TH-H	*Centaurea deusta* ssp. *concolor*	+	.	.	+	+	III	+
Balc(ce)	H	! *Cephalaria laevigata*	.	.	.	+	1	II	+–1
Moes-P	Th	! *Crucianella angustifolia* ssp. *oxyloba*	+	.	.	+	+	III	+
Eua	Th	*Crupina vulgaris*	+	.	+	+	.	III	+
P-Med	Th	*Cynosurus echinatus*	.	.	+	+	+	III	+
Alp-Balc	Ch-N	*Dorycnium germanicum*	.	.	+	+	1	III	+–1
Subm-Med	H	*Festuca "glauca"*	.	.	+	.	.	I	+
Med-Subm	Ch	*Fumana thymifolia*	.	.	+	.	+	II	+
P-Med(or)	H	*Leontodon asper*	+	1	+	+	.	IV	+–1
Balc(occ)	H	*Linaria peloponesiaca*	+–1	+	.	+	+	IV	+–1
Med-Subm	TH	*Linum angustifolium*	+	.	.	+	.	II	+
Balc(ce)	H	*L. tracicum*	.	.	+	.	+	II	+
P-Med	H	*Melica transsylvanica*	+	+–1	.	.	+	III	+–1
Subm-Em	Th	*Orlaya grandiflora*	+	.	.	+	.	II	+
Med-Subm	H	*Phleum phleoides* ssp. *angustifolium*	+	1	+	+	+	V	+–1
Eua-Med	H	*Poa bulbosa* var. *crispa*	.	.	+	.	+	II	+
Med-Subm	H	*Potentilla hirta*	.	+	.	+	.	II	+
Eu-Med	Th-TH	! *Satureja acinos*	+	+	.	.	+	III	+
Balc(ce)	H	! *Scabiosa triniaefolia*	1	+	+	.	+	IV	+–1
Med-Subm	Ch	*Teucrium montanum* ssp. *supinum*	.	+	.	.	.	I	+
Balc(ce)	H	*Thlaspi cuneifolium*	+	.	+	.	.	II	+
P-Med	Th	*Xeranthemum annuum*	.	+	.	.	.	I	+
Andere Arten									
Cp	H	*Agrostis tenuis*	.	.	+	.	.	I	+
Eua	H	*Anthoxanthum odoratum*	1	1–2	.	+–1	+	IV	+–2
Eua	H	*Asarum europaeum*	+	.	.	.	.	I	+
Kt(Eua)	G	*Carex* cf. *ericetorum*	.	.	+	.	.	I	+
Eua	Th	*Centaurea solstitialis*	.	+–1	.	.	.	I	+–1
Eu-Med	Th-TH	*Centaurium minus=erythraea* ssp. *rumelicum*	+	.	+	.	+	III	+
Subm-Em	H	*Hieracium florentinum*	+	.	.	.	+	II	+
Kozm	H	*Luzula campestris*	+	.	.	.	.	I	+
Eua-Med	Th-TH	*Medicago lupulina*	.	.	+	.	.	I	+
Eu	H	*Melica uniflora*	+	.	.	.	+	II	+
Subm-Med	Th	*Micropus erectus*	+	.	.	.	+	II	+
Eua	Th	*Trifolium arvense*	+	+	.	.	.	II	+
P-Med	Th	*Xeranthemum foetidum*	1	.	+	.	.	II	+–1

Ort die zonale und potentiale Vegetation nicht von *Quercion confertae*-Assoziationen, sondern eher von den heutigen ähnlichen *Ostryo-Carpinion orientalis*-Wäldern bzw. von ihrer Buschwaldvariante mit untiefem Boden gebildet wurde.

Die phytozönologisch aufgenommenen und *Salvio (ringenti)-Buxetum sempervirentis* genannten Bestände gedeihen zwischen den Städten Pogradec und Pishkupat, im westlichen Uferland des Ohridi-Sees, an den Osthängen des Mocra-(Mucal-) Berges. Die Meereshöhe der Berghänge schwankt zwischen 550—650 m, ihr mittlerer Neigungswinkel beträgt 15—25°. Der austrocknende, bräunlich-rötliche Boden des Serpentin-Grundgesteins zeigt einen pH-Wert von 5,6, und einen mässig humusreichen oberen Horizont (15%), ausserdem sind öfters auch bodenfreie kleinere-grössere Felsenentblössungen zu finden sowie Schutt (mit einer Deckung von etwa 20%). Der Deckungswert der Strauchschicht erreicht 75—80%, etwa 75% dieser Deckung besteht aus Sträuchern mit 1 m Durchschnittshöhe, 25 Prozent dagegen aus etwa 2,5—3,5 m hohen Sträuchern. Die Deckung der Krautvegetation unterhalb und zwischen den Sträuchern erreicht durchschnittlich 70—75%.

In der Strauchschicht herrscht ausser *Buxus sempervirens*, *Quercus petraea* und *Cotinus coggygria* vor, aber auch *Fraxinus ornus* und *Juniperus oxycedrus* sind konstant.

Die Assoziation kann vor allem durch die Arten der submediterranen xerothermen (*Orno-Cotinetalia*-) und westbalkanischen (*Ostryo-Carpinion*-) Wälder sowie durch die zentralbalkanischen xerothermen Wälder (diese sind hier gleichzeitig auch Kennarten) charakterisiert werden (nach dem Gruppenanteil gerechnet, 40, 65%). In der Krautschicht können als Kennarten *Dictamnus albus* ssp. *macedonicus*, *Dianthus pinifolius*, *Hypericum rumelicum*, *Salvia ringens*, *Tunica ochroleuca* ssp. *phtioica* betrachtet werden. Konstante und subkonstante Arten sind noch *Carex halleriana*, *Dactylis hispanica*, *Dianthus inodorus*, *Danaa cornubiensis*, *Ferulago galbanifera*, *Stachys scardica*, *Seseli tommassinii*.

Die europäischen xerothermen Eichenwaldarten nehmen an der Assoziation mit 17% teil (*Quercetea pubescenti-petraeae*). Von ihnen sind konstant und subkonstant *Brachypodium pinnatum*, *Anthemis tinctoria*, *Galium mollugo*, *Geranium sanguineum*, *Silene vulgaris*.

Die xerothermen Rasenarten zeigen eine hohe Artenzahl, jedoch einen verhältnismässig niedrigen Dominanzwert; unter ihnen kommen die eumediterranen Arten nur noch zufällig vor. Ein Konstanzwert von IV—V zeigte sich bei den Arten *Alyssum murale*, *Bromus squarrosus*, *Linaria peloponesiaca*, *Leontodon asper*, *Phleum phleoides* ssp. *angustifolium*, *Scabiosa triniaefolia*.

In der Assoziation kommen einige Arten vor, die Massenpflanzen der mitteleuropäischen Wälder darstellen (zB. *Melica uniflora*, *Asarum europaeum*).

Annähernd zwei bis ein Drittel fallen in der Florenelementen-Zusammensetzung den südlichen (Med-Subm.-Balc.) bzw. nordlich-nordöstlichen (Eua, Pontus, Eu) Arealtypen zu. Aus der mediterran-submediterranen Gruppe kommt annähernd die Hälfte (28 Prozent der ganzen Gesellschaft) den balkanischen Arten zu. Der Grossteil der balkanischen Elemente besteht dagegen aus zentralbalkanischen (Balc-ce.)- Arten. Zentralbalkanische Arealtypen sind z. B. (ausser den bereits erwähnte Kennarten) *Alkanna boeotica*, *Cephalaria laevigata*, *Linum tracicum*, *Lapsana communis* ssp. *intermedia*, *Veronica chamaedrys* ssp. *rigida*, *Thlaspi cuneifolium*. usw. Eumediterrane Elemente sind in der Assoziation kaum zu finden, häufiger kommen dagegen Med.-Subm.- und Atl.-Med.-Elemente vor. Auf die eurasisch-kontinentalen Arealtypen entfallen 16 Prozent der ganzen Gesellschaft, von den pontischen (11,8%) sind die pontisch-mediterranen stärker verbreitet. Der Anteil der europäisch-mitteleuropäischen Florenelemente ist verhältnismässig gering (Abb. 2).

In der Lebensformverteilung (Abb. 3) ist ausser den Hemikryptophyten (nach der Artenzahl gerechnet, 52,22%) die Gruppe der Therophyten sehr bedeutend (21,11%), was den schwachen Schibljak-Charakter der Assoziation betont. Die weiteren Lebensformprozente sind annähernd gleichwertig.

Zusammenfassung

Die Studie behandelt zwei submediterranartige, xerotherme Buschwaldassoziationen Albaniens. Der gemischte Felsenwald *Cynancho* (*albanici*)-*Ostryetum carpinifoliae* ist eine reliktartige Pflanzenassoziation, die an den Felsenabhängen der zentralwestbalkanischen Kalksteinberge in 900—1100 m Höhe entstanden und als die südliche Fortsetzung der illyrischen *Seslerio-Ostryetum*-Assoziationen zu betrachten ist. Der niedrige Schibljak-artige Buschwald *Salvio* (*ringenti*)-*Buxetum sempervirentis* ist eine typische zentralbalkanische Assoziation der Serpentinberge in der Umgebung des Ohridi-Sees. Die Beschreibungen stellen die Strukturverhältnisse beider neuen Assoziationen, ihre charakteristische phytozönologische Artenkombination, ferner die Arealtypenverteilung und das Lebensformspektrum der Assoziationen dar.

LITERATUR

1. Adamović, L. (1907): Die Pflanzengeographische Stellung und Gliederung der Balkanhalbinsel. In Denkschr. d. Math.-Nat. Kl. d. Akad. d. Wiss. Wien. **80,** 404—495.
2. Adamović, L. (1909): Vegetationsverhältnisse der Balkanländer. Die Vegetation der Erde **11**.
3. Adamović, L. (1929): Die Pflanzenwelt der Adrialänder. Jena.
4. Blečić, V. (1958): šumska vegetacija i vegetacija stena doline Reke Pive. Glasn. Prir. Muz. u Beograd, Ser B. **11**, 5—101.
5. Fukarek, P. (1962): Zajednice i tipovi šuma Dinarskih planina u okviru taksonomskog sistema ciriško-montpeljške škole. Narodni Šumar **16**, 503—508.

6. HORVAT, I. (1954): Pflanzengeographische Gliederung Südosteuropas. Vegetacio Acta Geobot. **5—6**, 434—447.
7. HORVAT, I. (1959): Sistematski odnosi termofilnih hrastovih i borovih šuma Jugoistočne Evrope. Biol. Glasn. **18**, 1—40.
8. HORVAT, I. (1962): Vegetacija planina zapadne Hrvatske. Prirodoslovna Istrazivanja, Kn. **30** Zagreb.
9. HORVATIC, S. (1957): Pflanzengeographische Gliederung des Karstes Kroatiens und der angrenzenden Gebiete Jugoslawiens. Acta Bot. Croatica **16**, 33—62.
10. ISIDOROV, C. G. (1955): Klima e Shiperise. Tirana.
11. JAKUCS, P. (1961): Die phytozönologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas. Budapest.
12. JAKUCS, P. (1967): Mikroklimatische Untersuchungen in Berührungsgebiet der mediterranen und submediterranen Vegetation. Arch. f. Natursch. u. Landschaftforsch. **7**, 3—30.
13. KÁRPÁTI, I.—KÁRPÁTI, V. (1961): Die zönologischen Verhältnisse der Auenwälder Albaniens. Acta Bot. Hung. **7**, 235—301.
14. MARKGRAF, F. (1932): Pflanzengeographie von Albanien. Bibl. Botanica H. 105. Stuttgart.
15. MARKGRAF, F. (1942): Die Südgrenze mitteleuropäischer Vegetation auf der Balkanhalbinsel. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **60**, 119—126.
16. MARKGRAF, F. (1949): Eine neue Höhenstufenkarte der Vegetation Albaniens. Ber. ü. d. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich f. d. Jahr 1948, 109—111.
17. MITRUSHI, I. (1955): Konsiderata Mbi Vegjetacionin Lidhur Me Kliman. Bul. per Shkencat Natyrore, **4**, 53—111.
18. MITRUSHI, I. (1955): Druret dhe shkurret e Shqiperise. Tirana.
19. MITRUSHI, I. (1966): Dendroflora e Shqiperise. Tirana.
20. NOWACK, E. (1929): Geologische Übersicht von Albanien (Erläuterung zur geologischen Karte 1 : 200,000). Innsbruck.
21. OBERDORFER, E. (1948): Gliederung und Umgrenzung der Mittelmeervegetation auf der Balkanhalbinsel. Ber. ü. d. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich f. d. Jahr 1947, 84—111.
22. PÉNZES, A. (1965): Plantae novae ex Albania, Bulgaria et Hungaria. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. **57**, 169—177.
23. PÉNZES, A. (1966): Additamenta ad floram Albaniae et Hungariae. Feddes Repertorium **73**, 236—237.
24. REGEL, C. (1953): Studien über die Florenelemente in Griechenland. Godišnjak Biol. Inst. u Sarajevu **5**, 339—348.
25. SCHMID, E. (1949): Prinzipien der natürlichen Gliederung der Vegetation des Mediterran-Gebietes. Ber. Ges., **59**, 169—200.
26. SOÓ, R. (1962): Növényföldrajz (Pflanzengeographie). Budapest.
27. TURRIL, W. B. (1929): The Plant-Life of the Balkan-Penninsula. Oxford.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1–4) pp. 441–451 (1973)

DATA TO THE EUROPEAN AREA OF THE CHEMICAL TAXA OF SOLANUM DULCAMARA L.

By

I. MÁTHÉ sen. and I. MÁTHÉ jr.

BOTANICAL RESEARCH INSTITUTE OF THE HUNGARIAN ACADEMY OF SCIENCES, VÁCRÁTÓT

(Received: 1 January 1973)

In the present paper areal investigations of the chemical taxa of *Solanum dulcamara* L. are discussed. Earlier statements in the literature on areal differences of chemical taxa are supported by the analysis of alkaloid composition of samples from different habitats. Thus it has been underlined that West Europe can be characterized by taxa with tomatidenol and East Europe with soladulcidine as the main components of the plants. The transitional character of solasodine taxa can be suspected.

On the basis of the examination of the connection between the alkaloid composition and average glycoside contents it can be stated that the tomatidenol taxon can have significantly higher alkaloid contents than the other taxa containing soladulcidine. Parallel with the reduction of the alkaloid contents, the appearance of soladulcidine makes the alkaloid contents of the different taxa similar to each other.

Introduction

According to studies on the chemistry of *Solanum dulcamara* L., three chemical taxa are distinguished; on the basis of the occurrence of the different *Solanum* alkaloids in the plant, these are taxa with tomatidenol, soladine and soladulcidine (DERSCH–SANDER (1962), WILLUHN (1966), SCHREIBER–RÖNSCH (1965), RÖNSCH–SCHREIBER–STUBBE (1968), SANDER (1963), ROZUMEK–SANDER (1967), SANDER–ALKEMEYER–HÄNSEL (1960), BOGNÁR–MAKLEIT (1965), MAKLEIT–BOGNÁR–MÁTHÉ jr. (1967), MÁTHÉ jr. (1970), MÁTHÉ–MÁTHÉ jr. (1970), SCHREIBER–RÖNSCH (1963). These compounds are found mostly not alone in the plant, but in different combinations and the chemical taxa are named after the alkaloids occurring in the greatest quantity.

There are several studies on the European area of the above mentioned chemical taxa. SANDER and his co-worker (SANDER 1963, ROZUMEK–SANDER (1967) make a distinction between the area of plants with tomatidenol and soladulcidine-solasodine contents. In the course of their preparative investigations — a number of plant individuals were analysed in each sample — they state that West Europe can be characterized by the tomatidenol, East Europe by the soladulcidine-solasodine taxa.

WILLUHN (1966), with reference to the unreliability of informations gained by the analysis of plant populations, refutes the above mentioned distribution. On the basis of chemotaxic determinations of some hundreds of plant

individuals, in the German Federal Republic, he comes to the conclusion that the different taxa can be found anywhere, each occurring in the same habitat, and it is not sufficiently unambiguous to talk about areal differences. When referring to the uncertain origin of seed material that comes from Botanical Gardens, BOGNÁR—MAKLEIT et al. (BOGNÁR—MAKLEIT 1965, MAKLEIT—BOGNÁR—MÁTHÉ jr. 1967) are also of the same opinion and consider the geographical distinction unreliable. However, on the basis of samples, gathered from natural habitats in the Tiszántúl, they state that plants with soladulcidine contents are characteristic of Hungary.

The seemingly simple problem has, despite the several investigations not been cleared so far. On several occasions we have already given account of our partial results on *Solanum dulcamara* L. (MÁTHÉ jr. 1970, MÁTHÉ—MÁTHÉ jr. 1970, MÁTHÉ—MÁTHÉ jr. 1972), and now propose to sum up our observations on the European area of certain chemical taxa.

Material and method

The plant material for the investigations discussed in this paper has been grown, partly in glasshouse and partly in our experimental site, from seeds received from different Botanical Gardens.

For the analysis 20—30 cm long berryless sprout tops were gathered and dried at 70 °C. Elaboration was made partly by the preparative method of TUZSON—KISS (1958), and BOGNÁR—MAKLEIT (1965) partly by the microanalysis of the plant individuals. In the course of preparative analysis the glycoside contents were given in the percentage of dry drug and the composition of glycosides was determined by thin-layer chromatography of the aglycon mixture gained from the acidic hydrolysis of glycosides. The thin-layer chromatographic determinations were carried out by using chloroform-methanol (19 + 1) solvent system on silica-gel G layer. In this way, tomatidenol could be separated from solasodine and soladulcidine, the latter two, however, remained undivided. For their side-by-side detection the indirect method by Mrs. VALOVICS—Mrs. BARTÓK (1969) was applied. The principle of this method lies in the hydrolysis of the steroid-alkaloid glycosides being performed in such a strong acidic medium that solasodien and tomatidien result respectively from solasodine and tomatidenol. These components can be characterized by Rf values differing from that of soladulcidine. The controll of this indirect analysis was performed on silica-G layer impregnated by $AgNO_3$ (ROZUMEK 1969). The solvent system was a dichlor methane methanol (19 + 5) mixture.

Chloroform solution of antimon trichloride, anise aldehyde and DRAGENDORFF reagents were applied for the visualization of the different chromatograms.

The 0.5% nitric acid extraction of the alkaloids was used for the examination of the plant individuals. This solution was hydrolised by hydrochloric acid, according partly to the method by Mrs. VALOVICS—Mrs. BARTÓK (1969) and partly by the hydrolitic method described in literature (BOGNÁR—MAKLEIT 1965). The chromatographic determinations were made by the above-mentioned solvent systems. The grouping of the different samples into chemotaxa was made on the basis of components found in the greatest quantities.

Discussion and results

The data based on investigations by preparation of samples originating from more than 50 European botanical gardens, are shown in Table 1. The date of sampling is not indicated, since the examinations have been performed

for several subsequent years. The glyco-alkaloid contents refer to samples gathered in the period June—September, since during this interval the alkaloid contents are almost evenly, at their highest level (MÁTHÉ jr. 1970, MÁTHÉ—

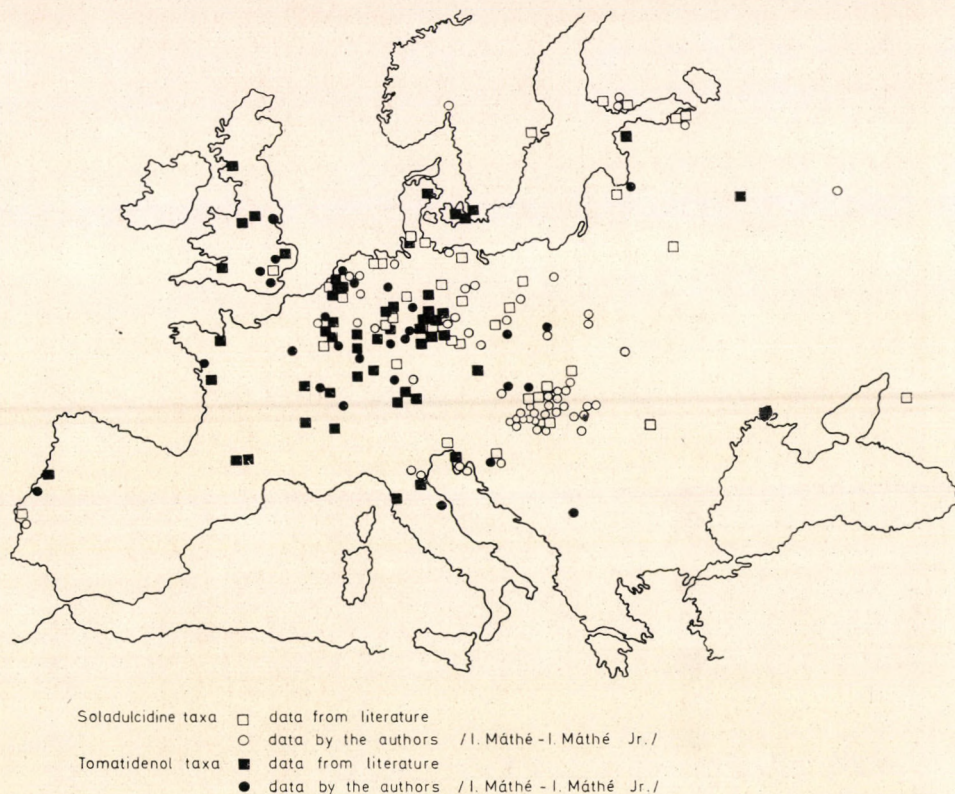



Fig. 1

MÁTHÉ jr. 1970.) In the column "Composition of aglycons" the side components the different chemotaxa are given.

On the basis of preparative analysis, the European area of the different chemical taxa are shown in Figure 1. Apart from ours, data by some other authors are also included (ROZUMEK—SANDER 1967, SANDER, 1963, BOGNÁR—MAKLEIT 1965, MAKLEIT—BOGNÁR—MÁTHÉ jr. 1967). Owing to the separational difficulties of solasodine and soladulcidine, there has been no distinction between the two chemotaxa characterized by these compounds in literature. For a better comparison of our data with those of literature, the two types are also figured jointly here.

On the whole, the map corroborates SANDER's (1963) and ROZUMEK—SANDER's conceptions (1967) maintaining that West Europe is characterized by the tomatidenol and East Europe by the soladulcidine-solasodine taxa.

Table 1

Investigation of shoot apices of Solanum dulcamara L. *samples originating from different Botanical Gardens in Europe*

(T = tomatidenol, S = solasodine, Sd = soladulcidine)

Place of origin	Glyco-alkaloid %	Composition of aglycon
Tomatidenolos type		
Leningrad	0.28—0.50	S, Sd
Wageningen	0.51—3.00	S,
Stuttgart	1.02	Sd,
Besançon	1.70 - 2.73	(S)
Reading	1.36	(S)
Páris	2.14—2.50	S, Sd
Wrocław	0.25	S, Sd
Bruxelles	0.93	(S)
Liège	0.88	S, Sd
Riga	0.47—0.99	S, Sd
Coimbra	1.75—2.08	S,
Cambridge	1.25—1.67	S,
Giessen	0.29—0 85	(S, Sd)
Bonn	1.23	S, Sd,
Urbino	1.32	S, Sd,
London	1.42	S, Sd,
Leeds	0.69—1.32	S, (Sd)
Marburg	0.24—0.94	S,
Zagreb	0.10—0.30	S, Sd,
Leninogorsk	0.21—0.37	S, Sd,
Neuchâtel	0.14—2.69	S,
Frankfurt	0.35—0.88	S, Sd,
Münster	0.64—1.47	S, (Sd)
Tübingen	0.22—3.10	S,
Łodż	1.00	S,
Göttingen	0.31	S, (Sd)
Wien	0.51—0.75	S, Sd,
Sarajevo	0.30—1.26	S, Sd,
Lund	0.60—1.66	S,
Nantes	0.57—1.96	(S)
Leiden	0.10—0.98	S, (Sd)

Table 1 (Cont.)

Place of origin	Glyco-alkaloid %	Composition of aglycon
Soladulcindine type		
Ferrara	0.20—0.55	S,
Leipzig	0.65—0.90	S,
Poznań	0.46—0.70	S, T,
Helsinki	0.36—0.68	S, (T)
Rostock	0.16—0.83	S, (T)
Essen	0.42—0.74	S,
Berlin	0.52—1.41	S,
Warszawa	0.17—0.62	S,
Trieste	0.46	S,
Pruhonice	0.20—0.99	S, (T)
Bruxelles	0.59—0.90	S, T
Wien	0.14—0.85	S,
Goluchow	0.27—0.72	S, (T)
Nijmegen	0.27—0.49	S, T,
Lisboa	0.12—0.60	S, T,
Helsinki	0.26—1.02	S, T,
Lvov	0.21—0.56	S,
Zagreb	0.51	(S)
Trieste	0.46	S,
Torun	0.67	S,
Tübingen	0.22	S,
Köln	0.20	S,
Solasodine type		
Leipzig	0.25—0.75	Sd,
Wageningen	0.42—1.65	T, Sd,
Berlin	0.55	(Sd)
Moskva	1.05	Sd,
Ferrara	0.47	Sd,
Warszawa	0.01—0.86	Sd, T,
Dresden	0.16—1.09	Sd, T,
Oldenburg	0.61—1.07	Sd,
Leiden	0.45—0.92	Sd, T,
Oslo	0.14	Sd, T,
Wrocław	0.20—0.64	Sd, T,

Besides the map of European areas constructed on the basis of the abovementioned preparative investigations, we have carried out in order to control and improve it, also the aglycon composition analysis of some 1000 plant individuals. About one-third of the plant material-obtained from approx.

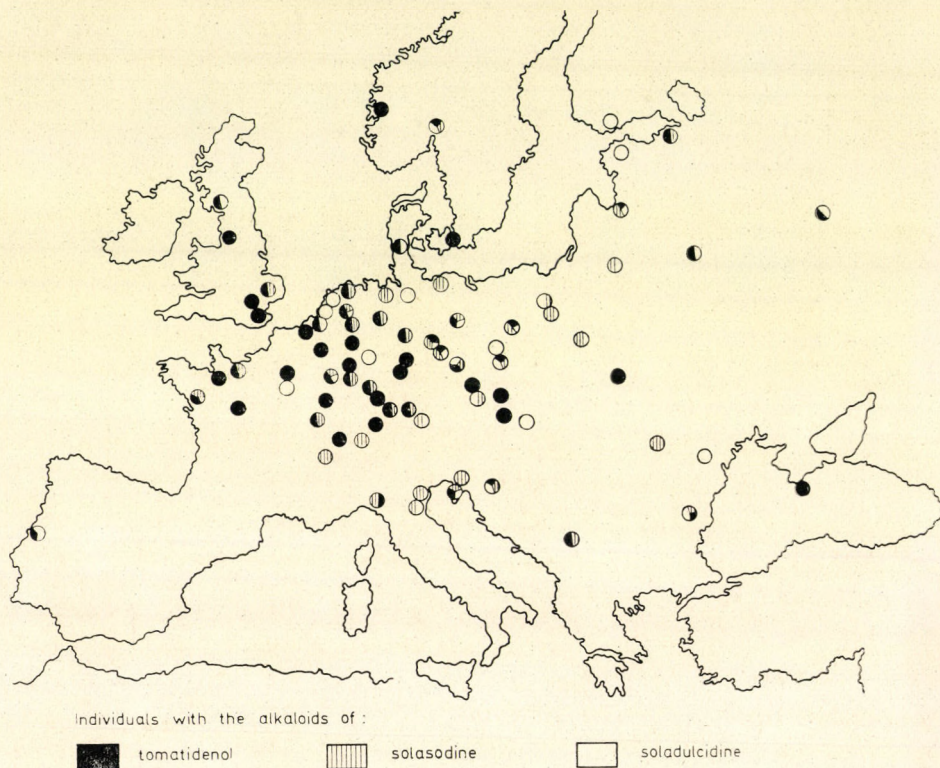



Fig. 2

80 Botanical Gardens — was of spontaneous origin (Figure 2). This time however, all three chemical taxa are figured separately. The different circle sectors intend to illustrate the heterogeneity of the plant material originating from a given place. Even if a single one of the 5—10 samples deriving from the given botanical garden could be assigned to another chemotaxon, it was so indicated on the map. It must be stated, however, that these marks do not want to demonstrate the rates of the individual taxa of a certain origin, only the mutual existence wants to be signed. That is why, in all cases when different taxa were found side by side they are illustrated in the map, independently from their real rates. So, for example, when only one taxon different from the others was found among the 5—10 tested individuals, from certain a Botanical Garden, it is figured.

It should also be emphasized that the taxon specification is made also here on the basis of aglycons occurring in the greatest quantity, hence the individual plants deriving from a habitat of the same type may contain also other aglycons, but in inferior quantities.

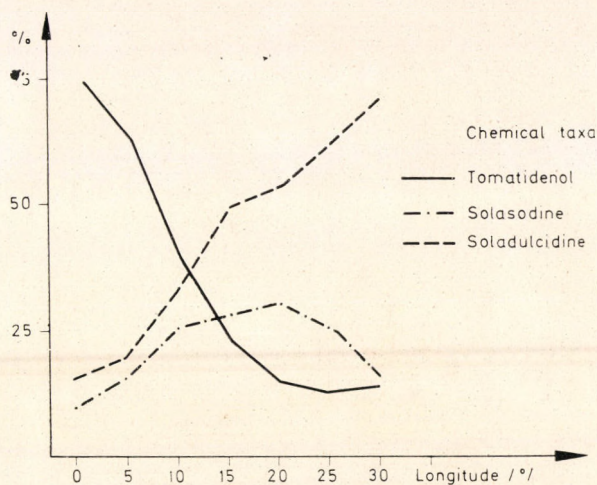



Fig. 3

The areal differences stated by Figure 1 are seen, though less sharply, also in this map. The diffuse distribution of the different chemical taxa indicate that even within a greater geographical unit their finer areas can also be distinguished. If the plant material of spontaneous origin were figured separately, a similar trend would show, so that a separate figure, would be superfluous at least according to our present data. This conclusion is, on the whole, supported by the results of our investigations in Hungary. [The Hungarian data are not plotted on this map. They have been shown in a separate, detailed map of Hungary (MÁTHÉ—MÁTHÉ Jr. 1972)].

The geographical differentiation of the taxa is illustrated more distincly in Figure 3. The per cent distribution of chemotaxa are in this graph figured by longitudinal intervals. The percentage of tomatidenol taxa substantially decreases while that of the soladulcidine ones show eastwards a contrary trend. The geographical distribution of the solasodine chemotaxon resembles that of the soladulcidine one, with the difference of a graph maximum. Also this distribution, compared with our Hungarian conclusions (MÁTHÉ—MÁTHÉ Jr. 1972), refer to the transitional character of the solasodine chemotaxon.*

* It is because, the alkaloid contents can change in a large scale dependent from the time of gathering, the climate etc., we thought the best way to reveal the differences among the samples is the demonstration of the maximum values.

The highest values referring to the given places of origin of the glycoalkaloid percentages, obtained preparatively and as shown in Table 1, were plotted on a map (Fig. 4).

The map shows that plants with higher glycoalkaloid contents predominate in West Europe. Collating this with the maps referring to the alkaloid

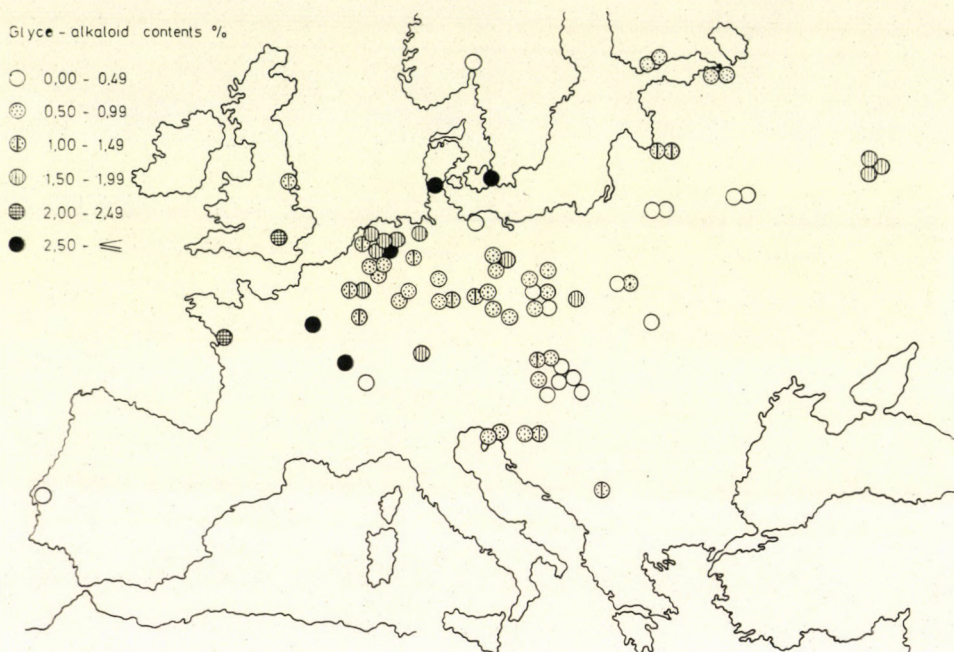



Fig. 4

compositions (Figs 1, 2) the trend of the tomatidenol chemotaxon having a higher alkaloid content than the soladulcidine is immediately obvious. The comparison of the average glycoalkaloid contents of the investigated chemotaxa allows the same inference. In Table 2, the tomatidenol main-aglycon chemotaxon is shown in two subgroups according whether it contains soladulcidine (as free alkaloid) or not. The mathematical-statistical analysis of the mains reveal that the tomatidenol chemotaxon, containing only solasodine, may possess a significantly higher alkaloid content than every other chemotaxon. No significant difference appears between the other main values. It seems that the appearance of soladulcidine in the several chemotaxa causes a considerable decrease of the glycoalkaloid content.

According to the glycoalkaloid contents per cent distribution curves of taxa treated in Table 2 are given in Figure 5. The tomatidenol chemotaxon, containing no soladulcidine, are demonstrated by 0.2%, and all the other

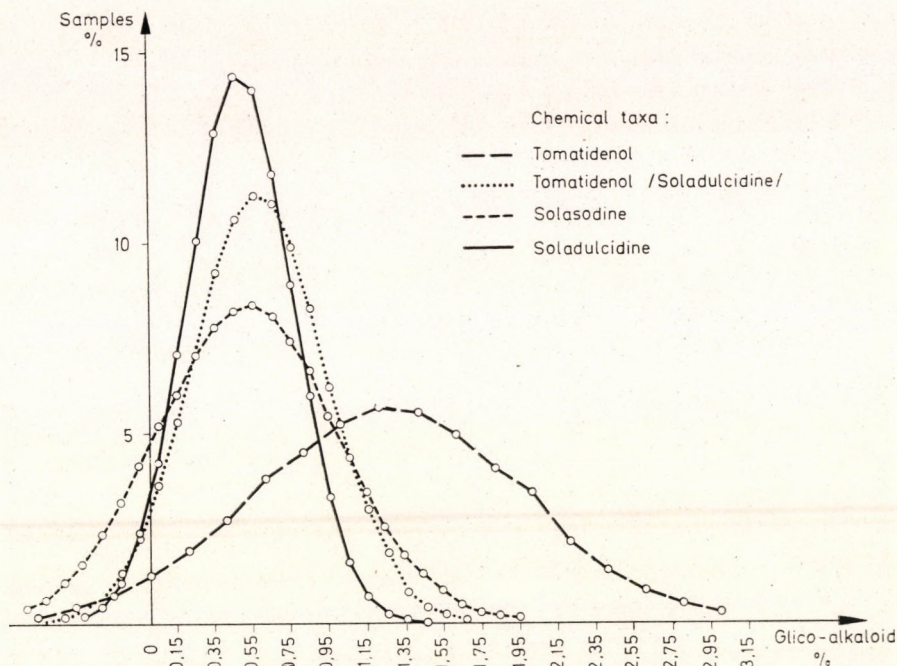



Fig. 5

Table 2

Chemical taxa	Number of samples	Glyco-alkaloid %	
		Mean	Dispersion
Tomatidenol (Solasodine)	90	1.22	0.70
Tomatidenol + Solasodine + Soladulcidine	55	0.53	0.349
Solasodine (Tomatidenol + Soladulcidine)	73	0.46	0.477
Soladulcidine (Tomatidenol + Solasodine)	152	0.43	0.275

taxa by 0.1% glycoalkaloid intervals. The significance examination of graphs showing normal distribution reveals that at the P = 15% level the tomatidenol taxon, without soladulcidine, significantly differs from all other chemotaxon, while the tomatidenol taxon containing soladulcidine differs only from the soladulcidine type distribution. The distribution of solasodine and soladulcidine chemotaxa as well as the tomatidenol taxon containing soladulcidine and the solasodine taxon can be considered significantly identical. On the basis of curves showing normal distribution it can be stated that the alkaloid contents of the tomatidenol chemotaxon free of soladulcidine can change in a considerable interval. The appearance of soladulcidine in this chemotaxon renders it also in regard of distribution greatly similar to the others.

Summary

The investigation discussedab ove seems to justify inferences drawn on the differences appearing in the European area of the chemical taxa differentiated by their tomatidenol, solasodine and soladulcidine components.

The plant material deriving from different Botanical Gardens indicates the dominance of the tomatidenol taxon in West Europe, and the soladulcidine taxon in East Europe. Between the two taxa, the solasodine chemotaxon shows a transitional trend in geographical distribution.

Differences from the taxon expected within the habitats and geographical situation (plants of a spontaneous origin also display a similar trend), refer to the influence of the smaller geographical environment in the evolvement of the chemotaxic character.

A certain relationship between the alkaloid content and composition was also found. The alkaloid contents of the tomatidenol taxon may be favourably higher than these of the other chemotaxa. The appearance of soladulcidine significantly decreases total alkaloid yield.

The soladulcidine containing taxa — so the tomatidenol ones with soladulcidine too — are of similar alkaloid contents.

REFERENCES

1. BOGNÁR, R.—MAKLEIT, S. (1965): Steroidalkaloid-Glykoside, S. Über den Steroidalkaloid-Glykosidgehalt von Solanum dulcamara L. Acta Chim. Hung. **46,** 205—219.
2. DERSCH, G.—SANDER, H. (1962): Über Solanum dulcamara L. 6. Mitteilung: Cytologische Untersuchung chemisch verschiedener Sippen. Pharmazeutische Zeitung, **107,** 1540—1541.
3. MAKLEIT, S.—BOGNÁR, R.—I. MÁTHÉ jr. (1967): Szteroidalkaloid-Glikozidok XII. További Solanum dulcamara L. törzsek vizsgálata. (Steroidalkaloid-Glykoside XII. Untersuchung weiterer Stämme von Solanum dulcamara L.) Herba Hung. **6,** 13—16.
4. MÁTHÉ, I. jr. (1970): Investigations on the variability of the alkaloid content in Solanum dulcamara L. — Herba Polonica **3,** 278—283.
5. MÁTHÉ, I. sen.—MÁTHÉ, I. jr. (1970): A Solanum dulcamara L. ökológiai és hatóanyag vizsgálata. (Study of the ecology and chemical agents of Solanum dulcamara L.) Herba Hung. **9,** 7—16.
6. MÁTHÉ, I. sen.—MÁTHÉ, I. jr. (1972): The alcaloid contents of Solanum dulcamara L. populations in Hungary. Herba Hung. **11,** 5—12.
7. ROZUMEK, K. E. (1969): Dünnschicht-Chromatographische Trennung von Tomatidenol, Solasodin und Soladulcidin bzw. Yamogenin, Diosgenin und Tigogenin. J. Chromatography, **40,** 97—102.
8. ROZUMEK, K. E.—SANDER, H. (1967): Ein Beitrag zur chemischen Differenzierung innerhalb der Art von Solanum dulcamara L. Archiv der Pharmazie. **300,** 316—321.
9. RÖNSCH, H.—SCHREIBER, K.—STUBBE, H. (1968): Isolierung von Tomatidin aus bittersüssen Nachtschatten. Naturschaften, **55,** 182.
10. SANDER, H. (1963): Chemische Differenzierung innerhalb der Art Solanum dulcamara L. Planta Medica **3,** 303—316.
11. SANDER, H.—ALKEMEYER, M.—HÄNSEL, R. (1960): Über Solanum dulcamara L. 4. Mitteilung: Chemische Differenzierung innerhalb der Art und Isolierung von Soladulcidintetraosid. Archiv der Pharmazie **295,** 6—13.
12. SCHREIBER, K.—RÖNSCH, H. (1963): Neuere Untersuchungen zur Chemie und Biochemie der Alkaloide von Solanum dulcamara L. Abhandl. Deut. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Chem. Geol. Biol. **4,** 395—407.

13. Schreiber, K.—Rönsch, H. (1965): Die Steroidalkaloide und Sapogenine chemisch unterschiedlicher Sippen von Solanum dulcamara L. LIII. Mitt.: Solanum-Alkaloide. Archiv der Pharmazie **5**, 285—292.
14. Tuzson, P.—Magyar, Gy.—Kiss, Z. (1958): Solanum alkaloidok. 3. Solanum fajok vizsgálata. (Solanum Alkaloids. 3. Investigation of Solanum species). Acta Pharm. Hung. **28**, 151—153.
15. Valovics, N. A.—Frau Bartók, A. (1969): Szolaszodin, szoladulcidin és tomatidenol meghatározási módszere a Solanum dulcamara L. növénynél. (Method for determining Solasodine, Soladulcidine and Tomatidenol in the Solanum dulcamara L. plant). Herba Hung. **8**, 107—113.
16. Willuhn, G. (1966): Untersuchungen zur chemischen Differenzierung bei Solanum dulcamara L. I. Genetische Fixierung der unterschiedlichen Steroidalkaloidführung. Planta Medica, **14**, 408—419.

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1–4) pp. 453–460 (1973)

PALYNOLOGICAL DATA FOR THE NEOGENE OF CSEREHÁT

By

ESZTER NAGY

HUNGARIAN GEOLOGICAL INSTITUTE, BUDAPEST

(Received: 1 January, 1973)

Four new species are described from the rich material of the deep borehole Alsóvadász No 1 in Cserehát. The borehole transversed Helvetian, Tortonian, Sarmatian and Pannonian layers. Some nomenclatorial problems are also discussed: the validity of the genus *Polypodiisporites* R. Potonié 1933, and the classification of the species *solidus*. The diagram constructed from the spores and pollen grains is briefly evaluated.

I

The palynological investigations of the Hungarian Neogene led to excellent results by allowing the description of new taxa, and also giving a basis for important scientifical conclusions. The basis of the present palynological research was the deep borehole No 1 of Alsóvadász in North Hungary (Cserehát, NE from the city Miskolc). The borehole transversed the Helvetian browncoal formation and the Tortonian rhyolite-tuffs divided by clay-marl. The upper part of the Tortonian series is clay-marl and sand. The material of the borehole continues in Sarmatian clay of brackwater and of marine origin. The marine layers are mainly gravels, rhyolite-tuffs and rarely calcareous and lignite lenses. The upper part of the Sarmatian is composed of fresh-water lignite. The boundary of Sarmatian and Pannonian is rhyolite-tuff. There is sand with clay in the Pannonian part of the borehole (RADÓCZ GY. 1969). A diagram giving the biostratigraphical evaluations of the material was demonstrated at the III-rd International Palynological Conference (1971, Novosibirsk). The life-spans of the taxa occurring in the material were taken into consideration (see diagram).

II

Some new taxa were found in the course of determination. They are as follows.:

1. Genus: **Lusatisporis** W. Kr. 1963

Lusatisporis undulosus n. sp.

Plate I. Fig. 4—5.

Holotype: Borehole Alsóvadász No 1, sample No 48, slide 1, 45.4×104.4
Locus typicus: Alsóvadász
Stratum typicum: Helvetian, clay-marl, borehole Alv. 1, 1034.6—1029.5 m
Diagnosis: Trilete spore of 45 by 40 μ size. Exosporium separated. Inner body of 38 by 35 μ size. Line of dehiscence thin, at the apex wavy lined, not reaching equator (about 4/5 of radius). Surface punctated here and there, with uneven ridges generally following line of dehiscence. Margin of exosporium unequally undulating owing to these ridges.
Differential diagnosis: The new species differs from the others of the genus in its uneven foldings (ridges) of the exosporium, rendering the margin undulous.
Three specimens occured in the same sample.

2. Genus: **Microfoveolatosporis** W. Kr. 1959 b

Microfoveolatosporis alsovadasensis n. sp.

Plate III. Fig. 1—3.

Holotype: Borehole Alsóvadász No 1, sample No 47, slide 1, 32,0×110,9
Locus typicus: Alsóvadász
Stratum typicum: Lower Helvetian, clay-marl.
Diagnosis: Elongated oval spore, of 49 by 28 μ size, covered with little foveae less than 1.5 μ in diameter. Line of dehiscence thin, not reaching equator. Ornamentation of distal side slightly stronger than that of proximal side. Exine about 1/2 μ, ornamentation about 1 μ high and 1.5 μ wide, composing a reticulum.
Differential diagnosis: The new form is near *Microfoveolatosporis ellipsoides* (Pf. 1953) W. Kr. 1967, but differs by a slightly narrower shape, and by its stronger ornamentation. The exine among the microfoveae is thicker, i.e. the microfoveae are rarer. The reticulum is more definited.
Remark: Only one, incurved specimen.

3. Genus: **Perimonoletes** W. Kr. 1967

Perimonoletes spicatus n. sp.

Plate II. Fig. 6—7.

Holotype: Borehole Alsóvadász No 1, sample No 17, slide 1, 31,4×101,9
Locus typicus: Alsóvadász

Stratum typicum: Sarmatian, sandy marl, with coal fragments of plants.
Diagnosis: Wide monolete spore of 56 by 35 μ. Thin line of dehiscence long (4/5), reaching equator. Loose perispore separated from body of spore only in some places, maximum in space 3,5 μ. Exine divided into two parts of equal width (under 1/2 μ). Diverse processes of 1—2 μ to 3—5 μ present on exosporium, their bases wide like those of the verrucae, some others with narrower bases and sharp-pointed. Processes mostly fused into loose wrinkles, forming an irregular, reticulate, wide-meshed ornamentation.
Differential diagnosis: The new species differs from *Perimonoletes goersbachensis* W. Kr. 1967 (Atlas IV—V, p. 222) by its ornamentation described above.
Remarks: There was a smaller specimen found in the same sample. The ornamentation is similar but the perisporium is nearly absent.

4. Genus: **Vaclavipollis** W. Kr. 1966

Vaclavipollis sooiana n. sp.

Plate V. Fig. 8—9.

Derivatio nominis: In honour of Academician R. Soó, Budapest
Holotype: Borehole Alsóvadász No 1, sample No 9, slide 1, 44,4×111,8
Locus typicus: Alsóvadász
Stratum typicum: Pannonian sandy-marl
Diagnosis: Roundish pollen grain of 29 μ diameter. Hexagonal folds on both sides of pollen grain in nearly identical positions. Sides of hexagons concave, angles reaching the equator. Folds followed by luminoid depressions. Roundish pori, about 3—4 μ in diameter, spaced sparsely on hexagonal folds (8—10). Elongated depressions present in endexine below pori. Stratification of exine: tegillum is formed of the heads of very fine baculi — is 1 μ — with granuli on the top. Below are densely ordered baculi (about 1 μ), nexine about 0.5 μ thick, smooth, surface very finely reticulate.
Differential diagnosis: The new species differs from *Vaclavipollis pacltovae* W. Kr. 1966 by its smaller and finer structur-elements and by its pori becomming not so much distinct.
Remarks: Only one specimen. Morphologically resembles the genus *Gomphrena*, *Amaranthaceae* (ERDTMAN 1952, p. 41).

III

The present study proved necessity of some nomenclatorial evaluations but the scope of the paper precludes the clarification of all problems involved. So two questions are discussed only:

1. The genus *Polypodiisporites*
2. The classification of the "*solidus*" species.
1. Genus: *Polypodiisporites* R. Potonié 1933
Generotype: **Polypodiisporites favus** R. Pot. 1933 — in R. POTONIÉ and GELLETICH, Sitzg. Ber. Nat. Fr. p. 524. Pl. 2. Fig. 18.
The genus *Polypodiisporites* was described as a monotypical genus (based on rule No 42 of the Botanical Code, 1966).

R. POTONIÉ wrote (l.c.) of the nets stretching between the verrucae as follows: »Das „Netz" der Exineoberfläche entsteht dadurch, dass auf der Oberfläche dicht nebeneinander flache Kuppen stehen, die Rinnen zwischen den Kuppen erscheinen bei Scharfereinstellung heller, weil dort die Exine dünner ist: diese hellen Grenzen bilden das Netzwerk.«
POTONIÉ's other basic species is "*alienus*".
1931. *Sporonites alienus* n. sp. — in R. Pot. Zeitschr. Braunkohle p. 556, Fig. 1.
1934. *Sporonites alienus* R. Pot. — in Arb. Pal. Inst. 5. p. 13. Fig. 10, 11.
The principal differences between the two species are the variance of the size of the verrucae and the distance between them.
THOMSON and PFLUG (1953. p. 59) took "*alienus*" as a generotype of their new genus *Verrucatosporites* and wrote the following diagnosis: "Exospor (oder Perispor?) mit warzenförmigen Skulpturelementen bedeckt, diese nicht netzartig angeordnet." They relegated the species favus also in this genus despite their diagnosis ("without net", see above). As is known, this net is a consequence of the distance of the verrucae. This distance is a standard characteristic of each species, but not a generic one.

The botanical affinity of these are the family *Polypodiaceae*, but these morphological characters are not enough to classify them into genera.

ROSS (1949, p. 33) used the monotypic generic name *Polypodiidites*, describing a species "*senonicus*". He wrote (l.c.): "Thiergart (1940) has pictured many *Polypodium* spores from the Tertiary of Germany . . ." and further: „*Polypodium* like spores with rough sculpture Thiergart comprehends under the name of *Sporites favus* Pot. to which group also the *Polypodiidites senonicus* could be referred". So we can order the senonicus in the genus *Polypodiisporites*, too.

W. KRUTZSCH (Atlas IV—V. 1967, p. 27) arranged nearly every spore with verrucae in the genus *Verrucatosporites* without perisporium. The other part of spores with verrucae he assigned to the genus *Polypodiidites* Ross 1949 (W. Krutzsch 1963, Berichte der Geol. Ges. 8. 2. p. 227). It would have been better to designate as a new genus taking a generotype from his own material because on ROSS'picture the morphological marks were not visible as W. KRUTZSCH had himself remarked (l.c.). There was no need for COUPER (1953. p. 28) to declare a holotype for ROSS' genus as according to rule No 42 of the Botanical Code (1966) this genus name would have been valid. Nevertheless

as Ross' genus was a later synonymous of genus *Polypodiisporites*. The situation is the same with the generic name *Verrucatosporites* Thomson and Pflug 1953.

MANUM (1962, p. 21), NAGY (1969, p. 133) and SRIVASTAVA (1971, p. 262) recognized the validity of *Polypodiisporites;* NAGY and SRIVASTAVA gave a wrong interpretation also of the date (1934 instead of 1933).

R. POTONIÉ (1956, Synopsis I. p. 78—80), NAGY (1969, p. 133—134 etc.) and SRIVATANA (l.c.) attempted to validate the three genera, but the comparative studies resulted in the consideration that the differences are not of a generic order but characterising only species.

Accordingly the following taxa are reclassified:

Polypodiisporites alienus (R. Pot. 1934) n. comb. = 1931. *Sporonites alienus* n. sp. — R. Pot. in Braunkohle 27, p. 556. = 1953. *Verrucatosporites alienus* (R. Pot.) Thomson et Pflug — in Palaeontr. 94. p. 60.

Polypodiisporites senonicus (Ross 1949) n. comb. = 1949. *Polypodiidites senonicus n.* sp. Ross, in Bull. Geol. Inst. XXXIV. p. 33. Pl. 1. Fig. 8—9.

Polypodiisporites inangahuensis (Couper 1953) n. comb. = 1953. *Polypodiidites inangahuensis* n. sp. — Couper in N. Z. Geol. Sur. 22. p. 29. Pl. 2. Fig. 16.

Polypodiisporites perverrucatus (Couper 1953) n. comb. = 1953. *Polypodiidites perverrucatus* n. sp. — (l. c.) p. 29. Pl. 2. Fig. 17—18.

Polypodiisporites minimus (Couper 1960) n. comb. = 1960. *Polypodiidites minimus* n. sp. — Couper in N. Z. Geol. Sur. 32. p. 40. Pl. 1. Fig. 9—10.

Polipodiisporites histiopteroides (W. Kr. 1962) n. comb. = 1962. *Verrucatosporites histiopteroides* n. fsp. — W. Kr. in Geologie 11. 3. p. 269. Pl. 2. Fig. 1—6.

Polypodiisporites balticus (W. Kr. 1962) n. comb. and all subsp. = 1962. *Reticuloidosporites* (*Polypodiisporites*) *balticus* n. fsp. and all subfsp. — W. Kr. in Geologie 11. 3. p. 269. Pl. 2. Fig. 7—16. and W. Kr. in Atlas IV—V. p. 177—178.

Polypodiisporites arctotertiarius *ssp.* **arctotertiarius** (W. Kr. 1967) n. comb. and all subsp. = 1967. *Verrucatosporites arctotertiarius arctotertiarius* n. fsp. and all subfsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 174—175. Pl. 64. Fig. 1—17.

Polypodiisporites microverrucatus (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites microverrucatus* n. fsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 177. Pl. 65. Fig. 1—5.

Polypodiisporites margaënsis (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites margaensis* n. fsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 180. Pl. 66. Fig. 14—15.

Polypodiisporites favus (R. Pot. 1933) and all subsp. = 1967. *Verrucatosporites favus* and all subfsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 184—186. Pl. 68—69.

Polipodiisporites poriacus (W. Kr. 1959 b) n. comb. and all subsp. = 1959. *Reticuloidosporites* (*Acusporis*) *poriacus* n. fsp. — W. Kr. in Geologie 8. Bei-

heft. 21—22. p. 219—220, Pl. 43. Fig. 475—476. and all sfsp. W. Kr. in Atlas IV—V. p. 188. Pl. 70.

Polypodiisporites bockwitzensis (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites bockwitzensis* n. fsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 190. Pl. 71. Fig. 1—3.

Polypodiisporites tenellis (W. Kr. 1959 b) n. comb. = 1959 b. *Reticuloidosporites* (*Polypodiisporites*) *tenellis* n. fsp. — W. Kr. in Geologie 8. Beih. 21/22. p. 218. Pl. 44. Fig. 486.

Polypodiisporites megabalticus (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites megabalticus* n. fsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 180. Pl. 66. Fig. 1—13.

Polypodiisporites graciliatus (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites graciliatus* n. fsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 176. Pl. 64. Fig. 26—38.

Polypodiisporites pseudoregulatius (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites pseudoregulatius* n. fsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 192. Pl. 72. Fig. 1—4.

Polypodiisporites irregularis (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites irregularis* n. fsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 192. Pl. 72. Fig. 5—8.

Polypodiisporites fsp. A (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites* fsp. A — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 192. Pl. 72. Fig. 9—11.

Polypodiisporites rugufavus (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites rugufavus* n. fsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 194. Pl. 73. Fig. 1—7.

Polypodiisporites megafavus (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites megafavus* n. fsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 194. Pl. 73. Fig. 8—11.

Polypodiisporites clatriformis (Th. and Pf. 1953) n. comb. = 1953. *Reticuloidosporites clatriformis* (Mürr. and Pflug — Th. and Pf. in Palaeontogr. 94. p. 61. Pl. 4. Fig. 5.

Polypodiisporites semihistiopteroides (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites semihistiopteroides* — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 198. Pl. 75 Fig. 1—7.

Polypodiisporites pseudoalienus (W. Kr. 1967) n. comb. = 1967. *Verrucatosporites pseudoalienus* n. fsp. — W. Kr. in Atlas IV—V. p. 198. Pl. 75. Fig. 8.—13.

2. The classification of the "*solidus*" species.

1934. *Sporites solidus* n. fsp. — R. Potonié in Arb. Inst. Paläob. 4. p. 41. Pl. 1. Fig. 35.

1951. *Lygodiosporites solidus* R. Pot. — R. Pot. in Palaeontogr. 91. B. 5—6. p. 144. non valid, nomen nudum.

1953. **Corrugatosporite solidus** R. Pot. — Thomson and Pflug in Palaeontogr. 94. B. 1—4. p. 55.

1956. *Lygodioisporites* (al. *Sporites*) *solidus* (R. Pot. 1934) R. Pot. 1951 — R. Pot. in Synopsis I. p. 40. Pl. 5. Fig. 44.

1959 b. *Trilites solidus* (R. Pot. 1934b.) n. comb. — W. Kr. in Geologie 8, Beih. 21—22. p. 150—151.

THOMSON and PFLUG relegated the species *solidus* to the new genus, giving as its author IBRAHIM and of the species R. POTONIÉ (1934. l.c.). Despite the fact that Ibrahim never described this genus (see: W. KRUTZSCH 1959 b p. 148. too), the name is valid. The arguments are: it is a generic diagnosis, the type is described and given by R. POTONIÉ. THOMSON and PFLUG also referred to these data.

The generotype of *Triletes* (Cookson 1947, p. 63. Pl. XVI. Fig. 61) was given by COUPER (1953, p. 28). COOKSON's (l.c.) and DETTMAN's (1963. Pl. 27. Fig. 4—5) figures are based on a very corroded exemplar, perhaps redeposited from the Mesozoic. THOMSON and PFLUG's work was printed in March 1953, very probably earlier than COUPER's work.

Converrucosisporites triquetrus (IBRAHIM 1933) R. POT. and KREMP 1954 stands very near the genus *Corrugatosporites* 1953, in spite of this latter being a Carboniferous genus. The species *solidus* originates from the Tertiary. It is difficult to assign *solidus* either to the genus *Triletes* or to the genus *Converrucosisporites* without knowing more about the holotypes.

IV

The biostratigraphic diagram gives a very typical picture of the change of the flora in the Neogene. Looking at the species one can see how the characteristic forms dissappeared in the time scale. The vegetation came nearer and nearer to the recent.

There are more pollen grains of undergrowth and remains of a subtropical mixed deciduous forest in the hanging layers. The subtropical forest remains predominate in the total series of the borehole. The tropical elements are rare, with some more only in the Helvetian brown-coal. Some exemplar still persist in the upper part of the Pannonian too, but the number of species and specimens is few.

Following also the alteration of the facies the flora of e.g. the lignite always contains more warm-temperate elements than the other samples. The floral assemblage is not the same in the Helvetian brown-coal and in the Sarma tian and Pannonian lignites. The brown-coal contains more fern spores and pollen grains of angiosperms of a warm-temperate origin. In the brown-coal *Ovoidites ligneolus* R. Pot. represents also fresh-water sediments. The appearance of algal remains indicates marine sediments in the hanging layers. The end of the Sarmatian and the beginning of the Pannonian is represented by fresh-water sediments, indicated also by *Ovoidites ligneolus* R. Potonié.

In the middle part of the Pannonian series of the borehole (280—212 m and 170 m) marine sediments with *Pleurozonaria* specimens appear. The uppermost part, indicated by *Botryococcus braunii* is brackish and on the top of the borehole there are fresh-water sediments as well. Thus about 170 m a great deal of redeposited material from Mesozoic and older Tertiary layers

was also found (Oligocene and possibly Burdigalian material, too). Perhaps it is identical with the movement found in the middle part of the Pannonian at the Mecsek Mountains (NAGY 1969, p. 271).

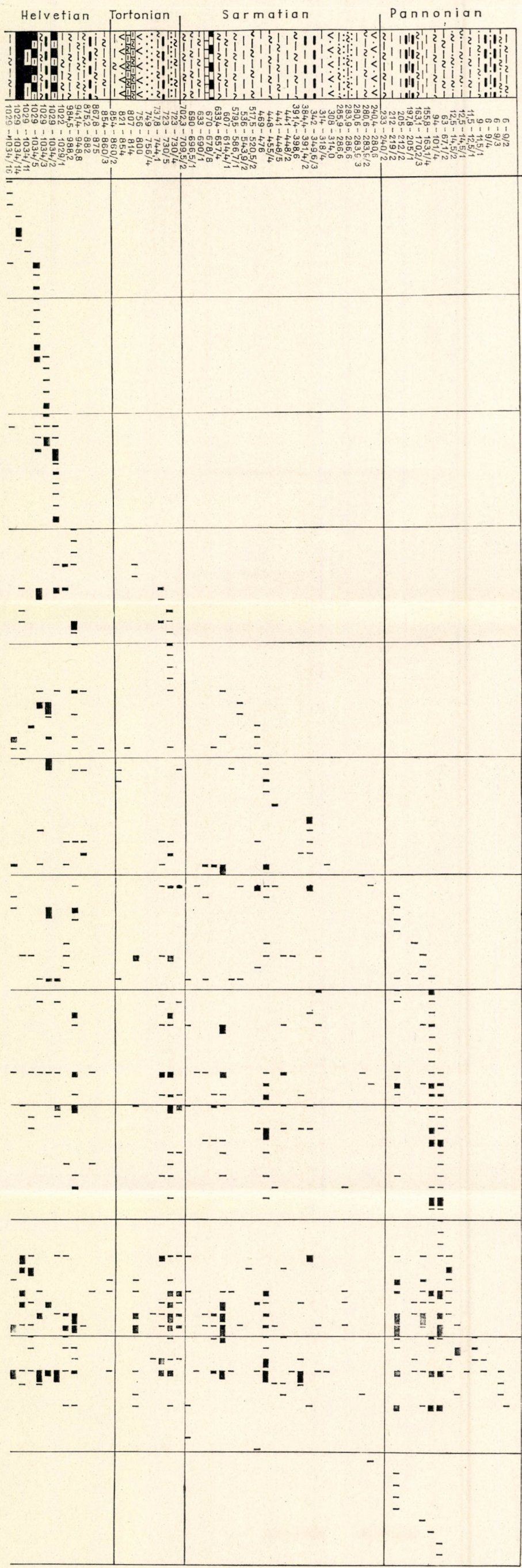
REFERENCES

1. COOKSON, I. C. (1947): Plant Microfossils from the lignites of Kerguelen Archipelago. B.A.N.Z.A.R.E. Reports, Ser. A. II. **8,** 127—142.
2. COUPER, R. A. (1953): Upper Mesozoic and Cainozoic spores and pollen grains from New Zealand. N. Z. Geol. Sur. Paleont. Bull. **22,** 1—77. Pl. 9.
3. COUPER, R. A. (1960): New Zealand Mesozoic and Cainozoic Plant Microfossils. N. Z. Geol. Sur. **32,** 5—89.
4. DETTMAN, M. E. (1963): Upper Mesozoic microfloras from South-Eastern Australia. Roy. Soc. Vic. **77,** 1—149.
5. DÖRING, H. (1964): Trilete Sporen aus dem Jura und dem Wealden Norddeutschlands. Geologie 13. Beih. **9,** 1099—1130.
6. ERDTMAN, G. (1952): Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. (An Introduction to Palynology. I.) 1—539.
7. IBRAHIM, A. (1933): Sporenformen des Aegirhorizonts des Ruhr Reviers. 1—47. Pl. 5.
8. KRUTZSCH, W. (1959b): Mikropaläontologische Untersuchungen in der Braunkohle des Geiseltals. Geologie 8, Beih. **21—22,** 1—153.
9. KRUTZSCH, W. (1962): Stratigraphisch bzw. botanisch wichtige neue Sporen- und Pollenformen aus deutschen Tertiär. Geologie 11. 3. 265—307.
10. KRUTZSCH, W. (1962—1970): Atlas der mittel- und jungtertiären dispersen Sporen- und Pollen- sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas, I—VII. Berlin.
11. KRUTZSCH, W. (1966): Zur Kenntnis der präquartären periporaten Pollenformen. Geologie 15, Beih. **55,** 16—71.
12. MÄDLER, K. (1968): III. Die figurierten organischen Bestandteile der Posidonienschiefer. Beih. Geol. Jb. **68,** 287—406.
13. MANUM, S. (1962): Studies in the Tertiary Flora of Spitzbergen, with Notes on Tertiary Floras of Ellesmere Island, Greenland and Iceland. Norks. Polar. Inst. **125,** 1—127.
14. NAGY E. (1963): Spores et pollen nouveaux d'une coupe de la briqueterie d'Eger (Hongrie). Pollen- et Spores, V. **2,** 397—412.
15. NAGY E. (1969): A Mecsek hegység miocén rétegeinek palynológiai vizsgálata. Palynological elaborations the Miocene layers of the Mecsek Mountains. Ann. Inst. Geol. LII. **2,** 1—416.
16. NAGY E. (1971): Biostratigraphical Implications of Neogene Palynology in Hungary. III. Palynological Conference, Novosibirsk (In print).
17. POTONIÉ, R. (1931): Zur Mikroskopie der Braunkohlen. — Zeitschr. Braunkohl. Jg. **30,** 27. 554—557.
18. POTONIÉ, R. (1934): Zur Mikrobotanik der eocänen Humodils des Geiseltals. — Arb. Inst. für Paläob. und der Brennsteine, **4,** 25—125.
19. POTONIÉ, R. (1951): Pollen- und Sporenformen als Leitfossilien des Tertiärs. — Mikroskopie **6,** 272—278.
20. POTONIÉ, R. (1951): Revision stratigraphisch wichtiger Sporomorphen des Mitteleuropäischen Tertiärs. — Palaeontographica, B. **91,** 131—151.
21. POTONIÉ, R. (1956): Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae I. — Beih. Geol. Jb. **23,** 1—103.
22. POTONIÉ, R.—GELLETICH, J. (1933): Ueber Pteridophyten Sporen einer eocänen Braunkohle aus Dorog in Ungarn. — Sitz. ber. Gesell. Nat. Fr. 517—528.
23. POTONIÉ, R.—VENITZ, H. (1934): Zur Mikrobotanik des miocänen Humodils der niederrheinischen Bucht. Arb. Inst. für Paläob. und Petr. der Brennsteine 5. 5—54.
24. RADÓCZ GY. (1969): Előzetes jelentés a cserehàti alapfúrások eredményeiről. — Vorläufiger Bericht über die Ergebnisse der Cserehàter Basisbohrungen. MÁFI Évi Jelentése az 1967. évről. 281—285.
25. ROSS, N. (1949): Investigations of the Senonian of the Kristanstand Districht, Sweden. Bull. Geol. Inst. **38,** 25—44.
26. SRIVASTAVA, S. K. (1971): Monolete Spores from the Edmonton Formation (Maastrichtian), Alberta (Canada). Rev. Paleob. Palynol. **11,** 262—263.
27. THOMSON, P. W.—PFLUG, H. (1935): Pollen und Sporen des Mitteleuropäischen Tertiärs. Palaeontographica, B. **94,** 1—138.

Borehole

Alsóvadász

No 1

Helvetian | Tortonian | Sarmatian | Pannonian

Ephedripites viesenensis
Pentapollenites bipyramidalis
Triporopollenites cf. robustus
Polypodiisporites inangahuensis
Polypodiisporites maximus
Osmundacidites primarius
Osmundacidites major
Lusatisporis perinatus
Lusatisporis undulosus
Osmundacidites lancea typ
Polypodiaceoisporites rectolatus
Proteacidites egerensis
Corrugatisporites solidus
Perimonoletes sp.
Laevigatosporites maximus
Polypodiisporites multiverrucosus
Microfoveolatosporites alsovadasensis
Corrugatisporites paucivallatus
Corrugatisporites multivallatus
Leptolepidites parvus
Jlexpollenites propinquus
Lusatisporis punctatus
Polypodiisporites pseudoalienus
Salixipollenites helveticus
Polypodiaceoisporites muricinguliformis
Jntratriporopollenites instructus
Porocolpopollenites oviformis
Sapindaceaepollenites sp.
Platycaryapollenites miocaenicus
Dicolpopollenites kockelli
Polypodiisporites clatriformis
Laevigatosporites gracilis
Utriculariaepollenites elegans
Araliaceoipollenites edmundi
Baltisphaeridium sp.
Myricipites myricoides
Ericipites sp.
Tricolporopollenites urticoides
Tytthodiscus californensis
Tetracenracearumpollenites minimus
Cyrillaceaepollenites megaexactus
Jlexpollenites iliacus
Cymatiosphaera sp.
Slowakipollenites eleagnoides
Engelhardtioidites microcoryphaeus
Polypodiisporites favus
Sapotaceaepollenites obscurus
Leiotriletes spinosus
Polypodiisporites pseudoalienus
Leiotriletes sp.
Myricipites rurensis
Cyrillaceaepollenites exactus
Tricolporopollenites asper
Sparganiaceaepollenites polygonalis
Stereisporites sg. Distverrucosisporites cingulatus
Nymphaeaepollenites sp.
Artemisiaepollenites sellularis
Pleurozonaria digitata
Zelkovaepollenites thiergarti
Tricolporopollenites microhenrici
Perimonoletes spicatus
Pleurozonaria concinna
Cedripites sp.
Polypodiaceoisporites miocaenicus
Keteleeriaepollenites komloensis
Ephedripites sp.
Jlexpollenites margaritatus
Coniferae sp.
Botryococcus braunii
Jntratriporopollenites sp.
Osmundacidites sp.
Juglanspollenites sp.
Momipites punctatus
Faguspollenites sp.
Podocarpidites microreticuloidata
Alangiopollenites barghoornianum
Triporopollenites coryloides
Tricolporopollenites cingulum oviformis
Caryapollenites simplex
Zelkovaepollenites potoniei
Myricipites sp.
Aceripollenites sp.
Graminidites media
Ulmipollenites sp.
Betulaepollenites betuloides
Liquidambarpollenites sp.
Tsugaepollenites igniculus
Ostryaepollenites rhenanus
Quercopollenites sp.
Nyssapollenites kruschii
Quercopollenites petraea typ.
Pterocaryapollenites stellatus
Vaclavipollis sooiana
Laevigatosporites minor
Laevigatosporites haardti
Abiespollenites absolutus
Tricolporopollenites sp.
Alnipollenites verus
Abietinaepollenites microalatus
Pityosporites labdacus
Tsugaepollenites viridiumfluminipites
Carpinipollenites carpinoides
Bryophyta
Taxodiaceaepollenites sp.
Ovoidites ligneolus
Tubulifloridites anthemidearum
Piceaepollenites neogenicus

Tasmanidites sp.
Normapollis sp.
Microreticulatisporites parviretis
Deflandrea phosphoritica
Dacrycarpites hungaricus
Hystriosphaera sp.
Pleurozonaria sp.
Glecheniidites sp.
Concavissimisporites informis
Trilobosporites purverulentus
Pterospermopsis sp.

Legend:

- sandy clay
- sandy clay-marl
- sand
- clay-marl
- clay
- brown-coal
- calcareous tuffite
- carbonaceous clay
- coal fragments found in slides
- rhyolite-tuff

Occurences:

- 1-2 : sporadical
- 2-4 : poor
- 4-8 : fair
- 8-14 : abundant
- 14-∞ : predominant

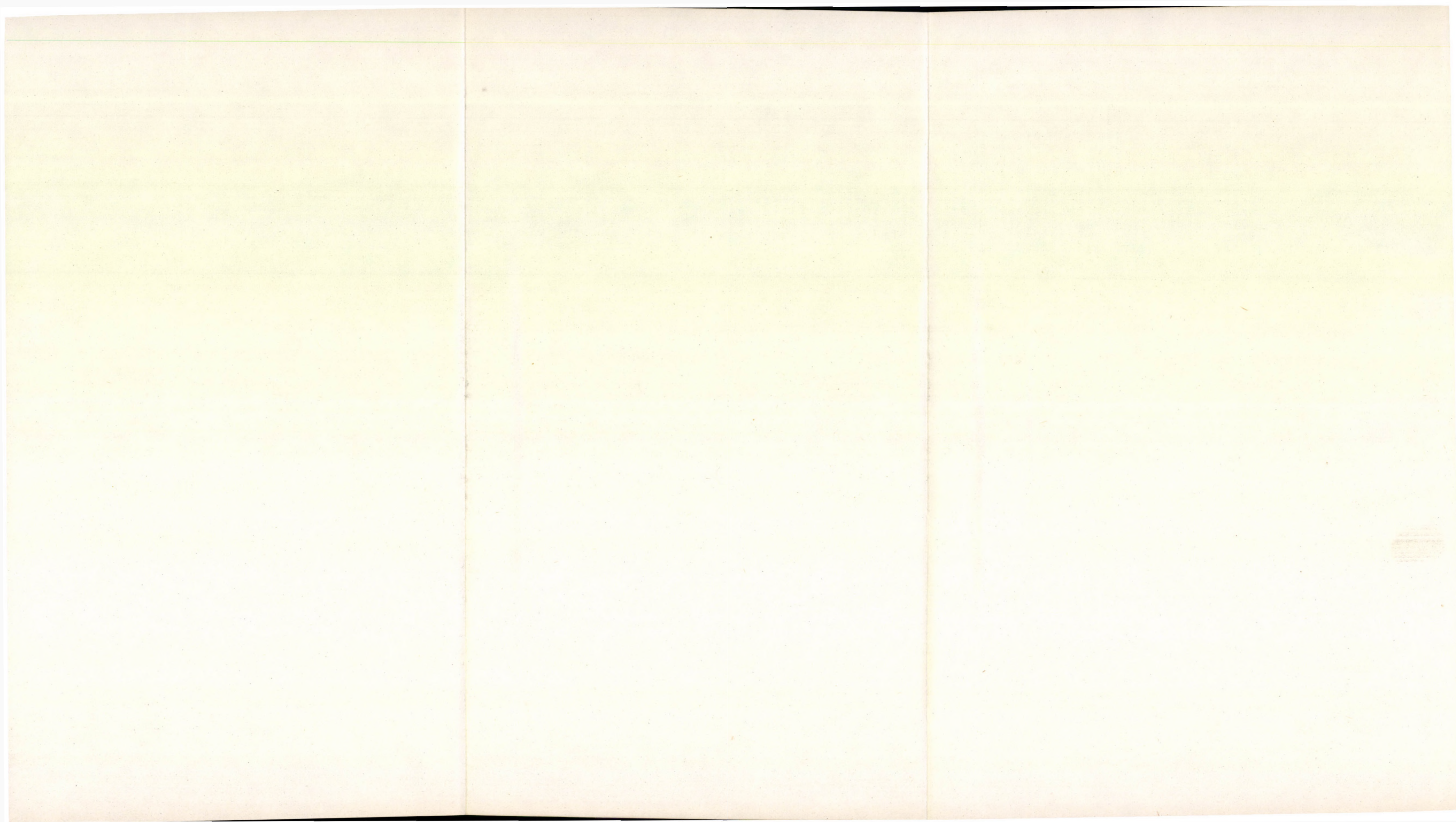
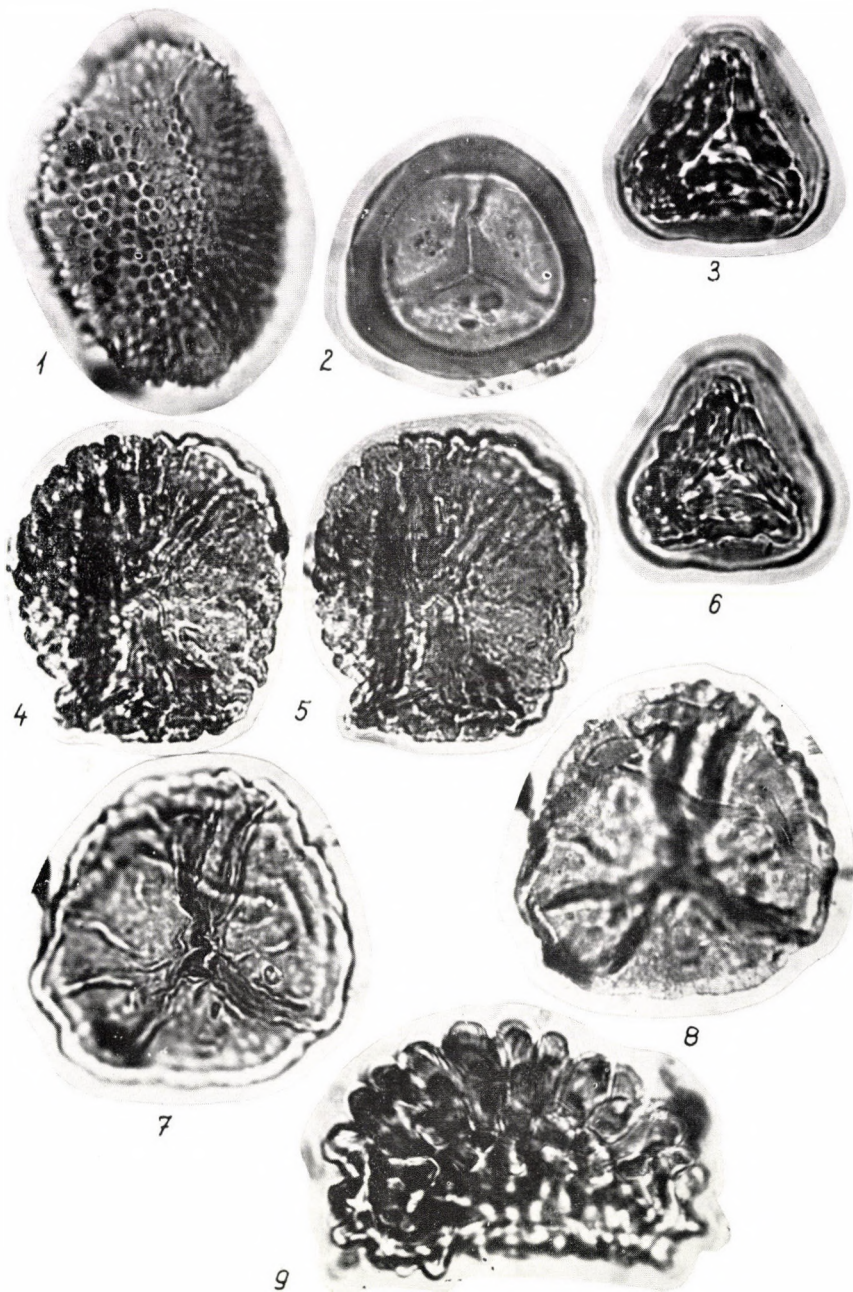



Plate I

1. *Pleurozonaria digitata* (Cookson et Manum 1960) Mädler 1968
2. *Stereosporites* sg. *Distverruporis cingulatus* W. Kr. 1963 ssp. *cingulatus*
3—6. *Polypodiaceoisporites miocaenicus* Nagy 1969
4—5. *Lusatisporis undulosus* n. sp.
7—8. *Lusatisporis punctatus* W. Kr. 1963
9. *Polypodiisporites multiverrucosus* (Nagy 1963) n. c.

All photographs are magnified 1000 times.

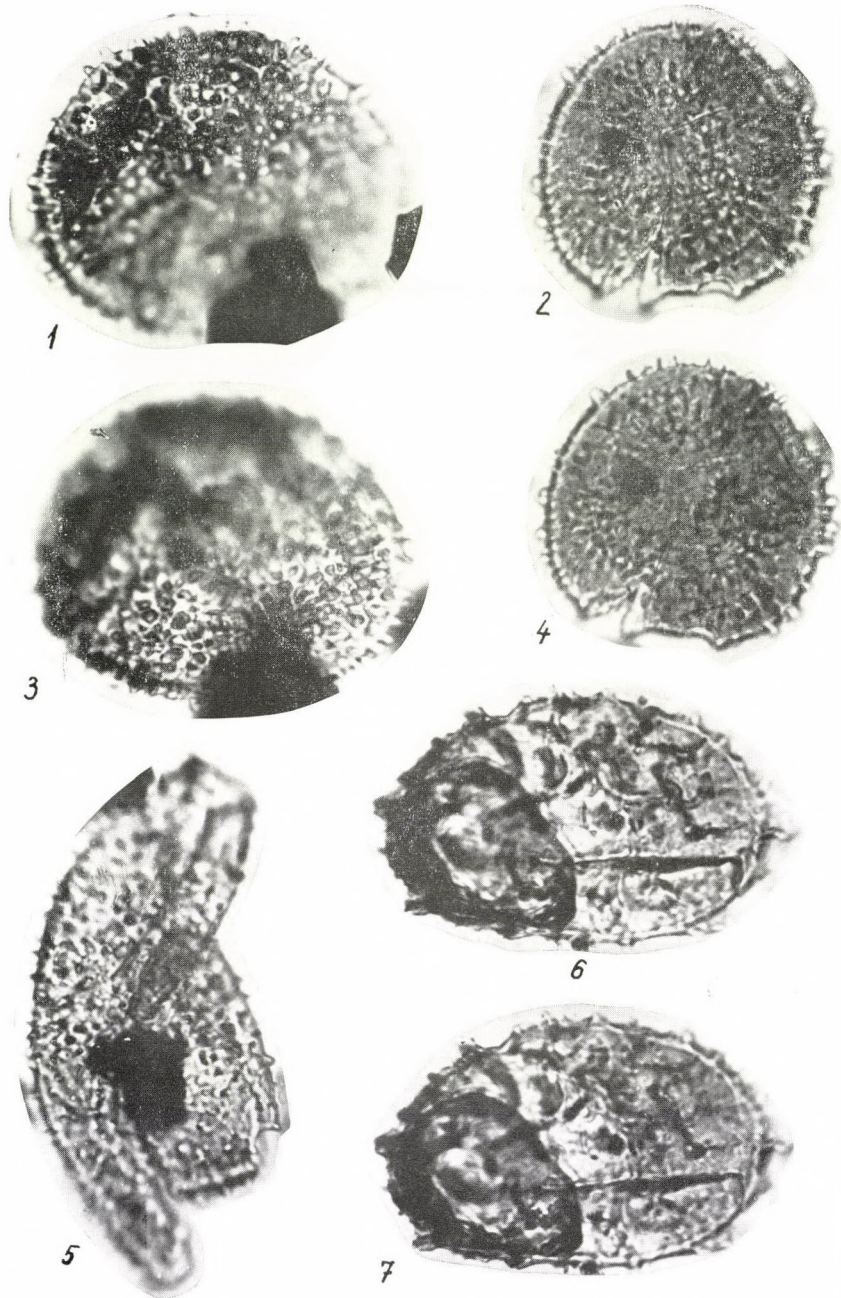



Plate II

1.3.5. *Osmundacidites major* (Raatz 1937) n. c.
2.4. *Osmundacidites primarius* (Wolff 1934) n. c.
6—7. *Perinomonoletes spicatus* n. sp.

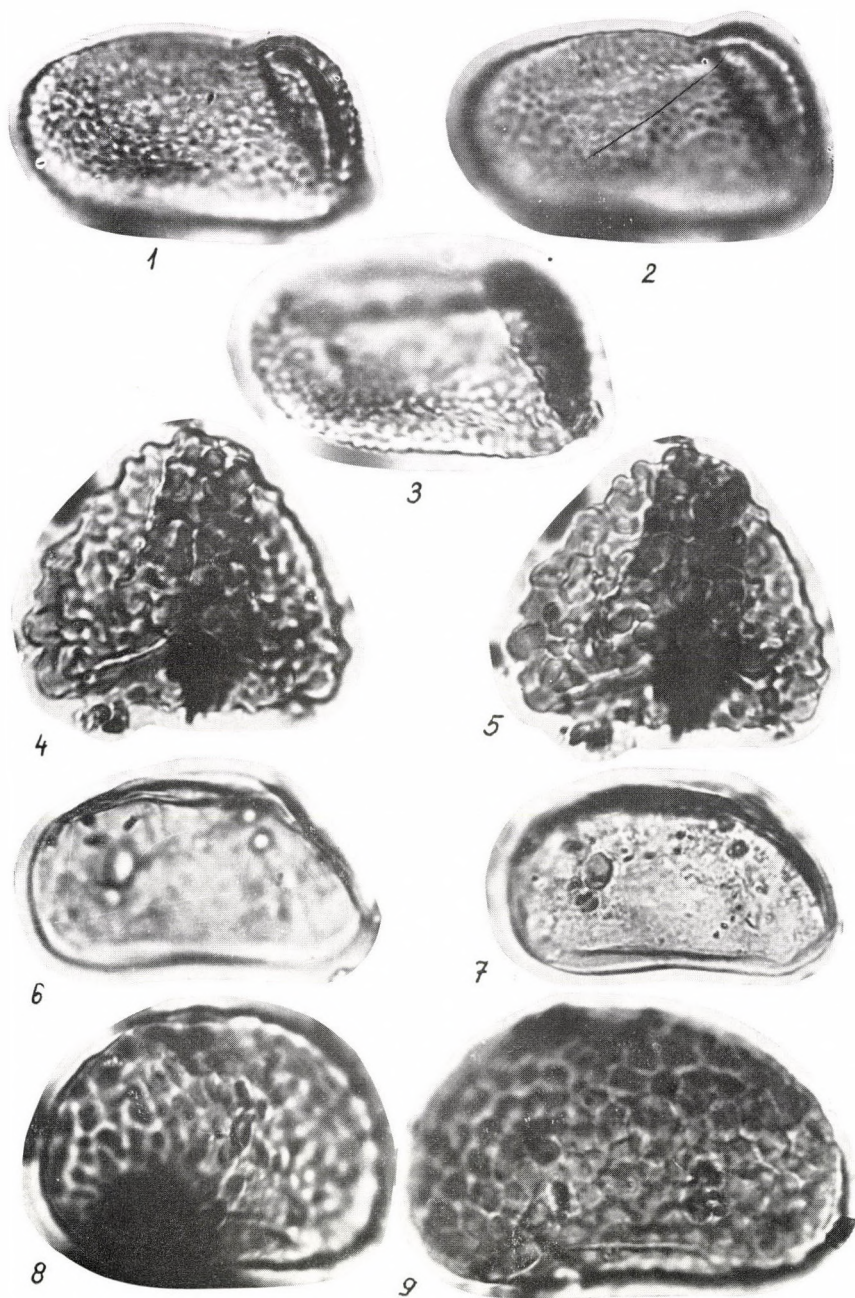



Plate III

1—3. *Microfoveolatosporis alsovadasensis* n. sp.
4—5. *Corrugatisporites solidus* (R. Pot. 1931) Th. et Pf. 1953
6—7. *Laevigatosporites minor* (Cookson 1947) W. Kr. 1959
8—9. *Polypodiisporites favus* (R. Pot. 1931) R. Pot. 1933

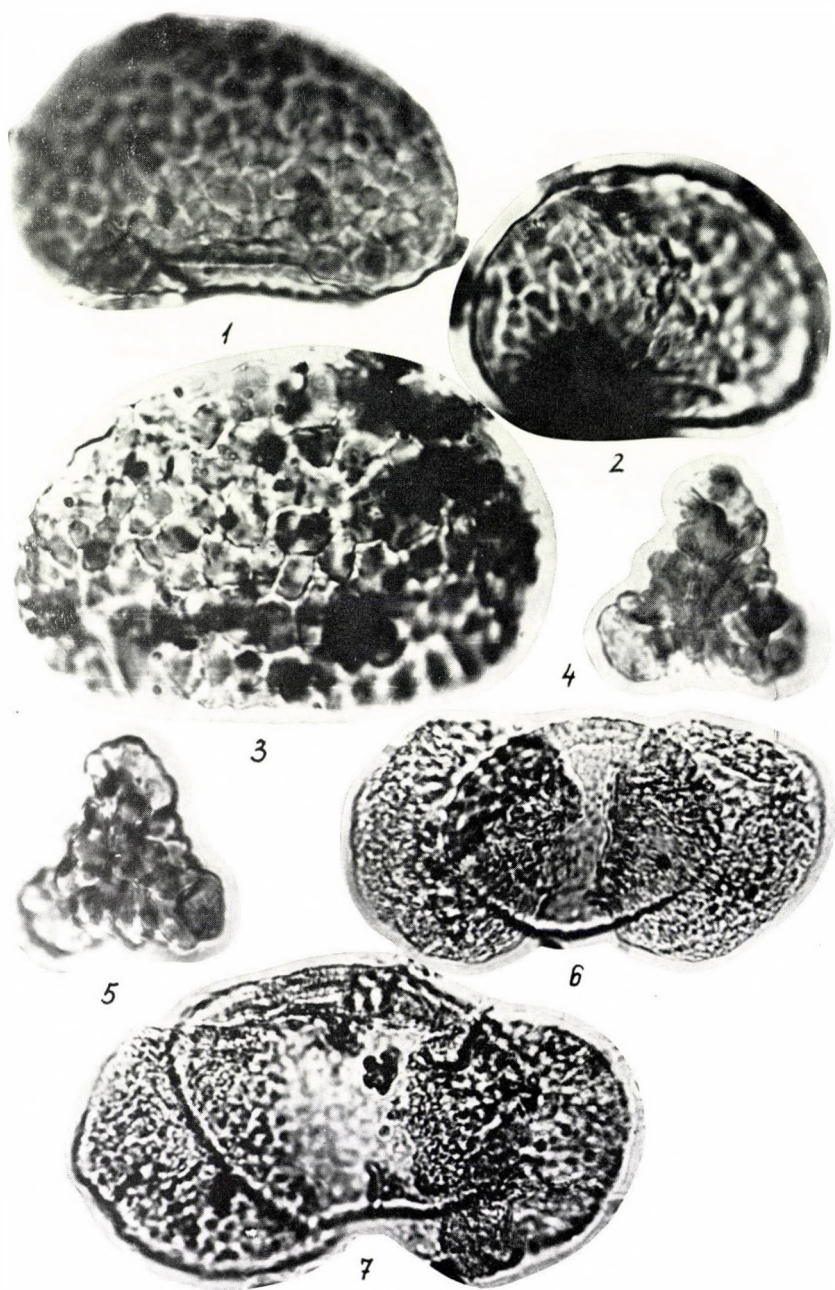



Plate IV

1—2. *Polypodiisporites favus* (R. Pot. 1933) R. Pot. 1932
3. *Polypodiisporites clatriformis* (Th. et Pf. 1932) Nagy 1969
4—5. *Leptolepidites parvus* Nagy 1969
6. *Podocarpidites microreticuloidata* Cookson 1947
7. *Pityosporites labdacus* (R. Pot. 1931) Th. et Pf. 1953

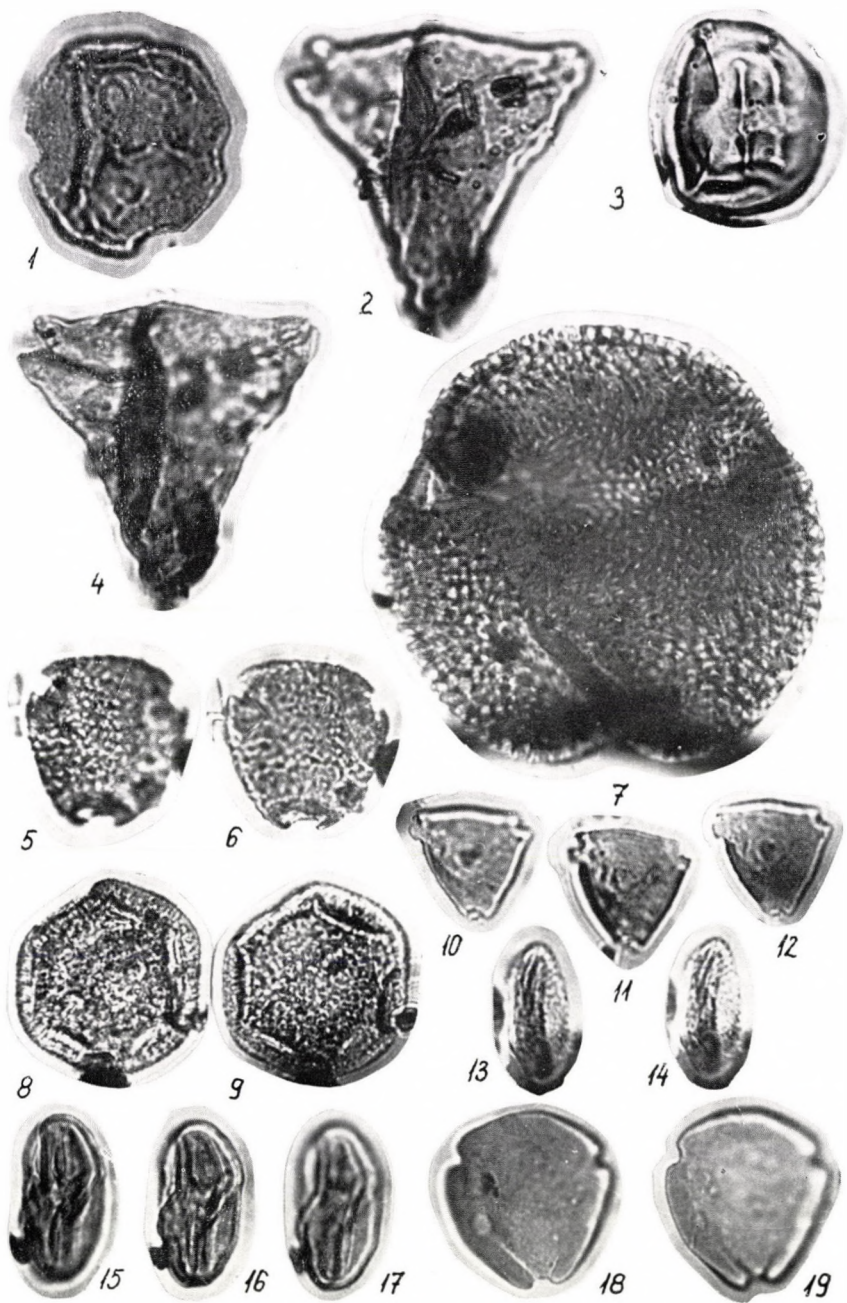



Plate V

1. *Liquidambarpollenites formosanaeformis* Nagy 1969
2.4. *Slowakipollenites elaeagnoides* W. Kr. 1963
3. *Sapotaceoidaepollenites obscurus* (Pf. et Th. 1953) Nagy 1969
5—6. *Porocolpopollenites oviformis* Pf. et Th. 1953
7. *Alangiopollenites barghoornianum* (Traverse 1955) W. Kr. 1962
8—9. *Vaclavipollis sooiana* n. sp.
10—12. *Proteacidites egerensis* Nagy 1963
13—14. *Salixipollenites helveticus* Nagy 1969
15—17. *Tricolporopollenites cingulum* (R. Pot. 1931) Th. et Pf. 1953 ssp. *fusus* Th. et Pf. 1953
18—19. *Momipites punctatus* (R. Pot. 1931) Nagy 1969

Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, Tomus 19 (1–4), pp. 461–466 (1973)

SOÓIA ULUGURICA GENUS ET SPECIES NOVA ACANTHACEARUM

By

T. Pócs

(Received: 16 September 1973)

A new genus and species of *Acanthaceae* is described from the tropical montane forests of the old crystallic massive of the Ulugurus, Tanzania, East Africa. This creeping shrub has large, crimson and brownish, yellow stripped flowers. The new taxon is well isolated on generic level by its peculiar pollen grains and other flower characters.

The flora of the Uluguru Mountains in East Africa is well known by its richness in endemic, relic and disjunct elements, e.g. three species of indigenous *Saintpaulia* or the giant *Lobelia lukwangulensis* with candelaberlike inflorescence. The number of endemisms among the woody plants is even more than forty. The newly discovered genus seems to be a nice addition to this series. I wish to name it in honour of my former professor, Rezső Soó, ordinary member of the Hungarian Academy of Science.

Diagnosis: *Soóia ulugurica* genus et species nova subfamiliae *Acanthoideae* (*Contortae*), tribus *Hygrophilae.*

Planta frutescens, 1—2 m alta, caules subrepentes, adscendentes, quadrangulares, glabri, ramis perlongis, ramulis sparsis. Folia ovata, acuminata, 9—16 × 3—6 cm magna. In florescentia terminalis, apniculato-cymosa, tota calycibusque viscoso-hirta, lobi calycis lanceolati. Flores bilabiati, purpurei, intus brunnei, flavo areolati, Labium superius quadrilobum, inferius integrum. Stamina 4, inaequilonga, filamentis connatis, palato corollae adhaerentibus. Grana pollinis ellipsoidea, 14—20-costata, permagna, 120—135 × 90—110 μ, pori stomaeformes, partibus duabus costarum isolatis circumdati. Capsula lanceolata, juvenilis purpurea, 16—18 mm longa, seminibus 3—8 planis, subrotundatis.

Genus novum *Soóia* generi *Epiclastopelmae* Lindau affine, quod posterius habet autem grana pollinis multo minora (typus „*Petalidium*"), antheras appendicibus spinuliformibus, folia multo minora, angustiora, cystolithibus punctata.

Exemplar holotypi in Tanzania (Africa Orientali) collectum, in montibus Uluguru supra pagum Bunduki, in reservatione silvarum montana „Kikidodo", altitud. 1650 m s.m., depositum in Herb. Musei Hist.-Nat. Hungarici, Budapestini (BP) Legit T. Pócs in societate P. Mwanjabe, J. et A. Lundquist, 21. 9. 1971. Numerus collect.: 6463 C. Exemplaria isotyporum in Herb Musei Hist.-Nat. Parisiensi (P), Horti Botanici Brusseliensis (BR) et Acad. Paedagogicae Agriensis, Eger, Hungaria (Eger)

Creeping plant with half woody, elongated (2—4 m), glabrous, quadrangular, sharp edged, green stems with long primary and short secondary branches. The whole branching system forms a dense, 1—2 m high bush. The leaves are opposite, with ovate, acuminate, 6—12 cm long, 3—6 cm broad blades. The margin is lobato-dentate or almost entire. The petiole is 3—5 cm

long. The leaf surface is glabrous, only underneath, along the veins slightly pubescent. The inflorescence is a terminal panicle, and, including the calyx, is covered by glandulous, viscous hairs of 0.5 –0.7 mm length. The peduncles are 16 –22 mm long and below their ends turned upwards in a knee shape.

Fig· 1. Flowering shoot part of *Soóia ulugurica* gen. et spec. nov. a: Corolla with stamens and style. b: Immature and mature fruit capsules. c: Seed. All drawn from the holotype specimen by Miss V. Csapody

The calyx has 5 equal or unequal, narrow lanceolate sepals. Usually the uppermost sepal leaf is longer (up to 17 mm) and the others are shorter (7—12 mm). The buds are purple, with contorted lobes. The corolla is zygomorphic, funnel shaped, labiate, 42—53 mm long. Its tube is about 30 mm long, straight or curved downwards. The upper lip consists of 4 lobes, the lower one is formed by a single one. The flower is usually turned upside down. Its outer surface has an indistinct, brown and yellow tinged, pale mauve colour. Inside the throat is glabrous, chestnut coloured and the lobes are crimson, with a yellow network along the veins. There are four, about 4 cm long stamens, 2 of them slightly longer than the 2 others. The anthers are suspended at their lower third and have usually unequal thecae with rounded tips. The filaments are coalescent and adherent to the upper side of corolla, forming a band. Only their ends are free in 3—6 mm lenght. The pollen grains are of the ribbed type („Rippenpollen" by LINDAU), ellipsoid shaped and very large compared to the other genera of *Acanthaceae* (125—140 ×90—115 μ). Each has 14—20 costae and 3 pori. Each pori is surrounded by two short, kidney shaped, isolated parts of the ribs (See fig. 2a), which give a stomalike appearance for the pori. The style is usually longer than the corolla, 4—5.5 cm long, bristled in its whole length, running below the upper lip and turned slightly upwards. The seeds are irregular ovate, flat, 6 ×4 ×1 mm, olive, slightly rugged (immature?), glabrous, only at the edge with very short bristles.

The taxonomic position of this new genus is rather difficult. The last comprehensive treatment of the whole family of *Acanthaceae* was that of LINDAU in ENGLER's Natürlichen Pflanzenfamilien, based mostly on his former classification (LINDAU 1894), in which he profited RADLKOFER's idea on the taxonomical value of pollen morphological characters. No doubt, the pollen characters are very different within the *Acanthaceae* family and as it has been proved by RADLKOFER and LINDAU, these characters (11 groups of very various pollen types) are suitable for the purpose of classification. Since the Natürlichen Pflanzenfamilien has not been succesful attempt to classify the palaeotropic members of this huge family.

It is quite obvious, that our plant belongs to the *Contortae* group of the *Acanthoideae* subfamily. Within the *Contortae* it shows the strongest affinity with the members of *Hygrophilaee* tribus. But the arrangement of the corolla lobes, the stamen morphology and especially the pollen characters isolate it from all related genera of *Hygrophileae*, as *Synnema*, *Brilliantaisia*, *Hygrophila*, *Asteracantha*, *Eremomastax* or *Mellera*.

LINDAU in his III. contribution to the African *Acanthaceae* (1895: 114) described a genus called *Epiclastopelma*, which, even if belongs to the *Petalidieae* tribus, shows affinities to our plant in the flower characters. Maybe, after a further study (if the type specimen of *Epiclastopelma* still exists in the Berlin Herbarium) will appear, that the two genera belong to the same tribus.

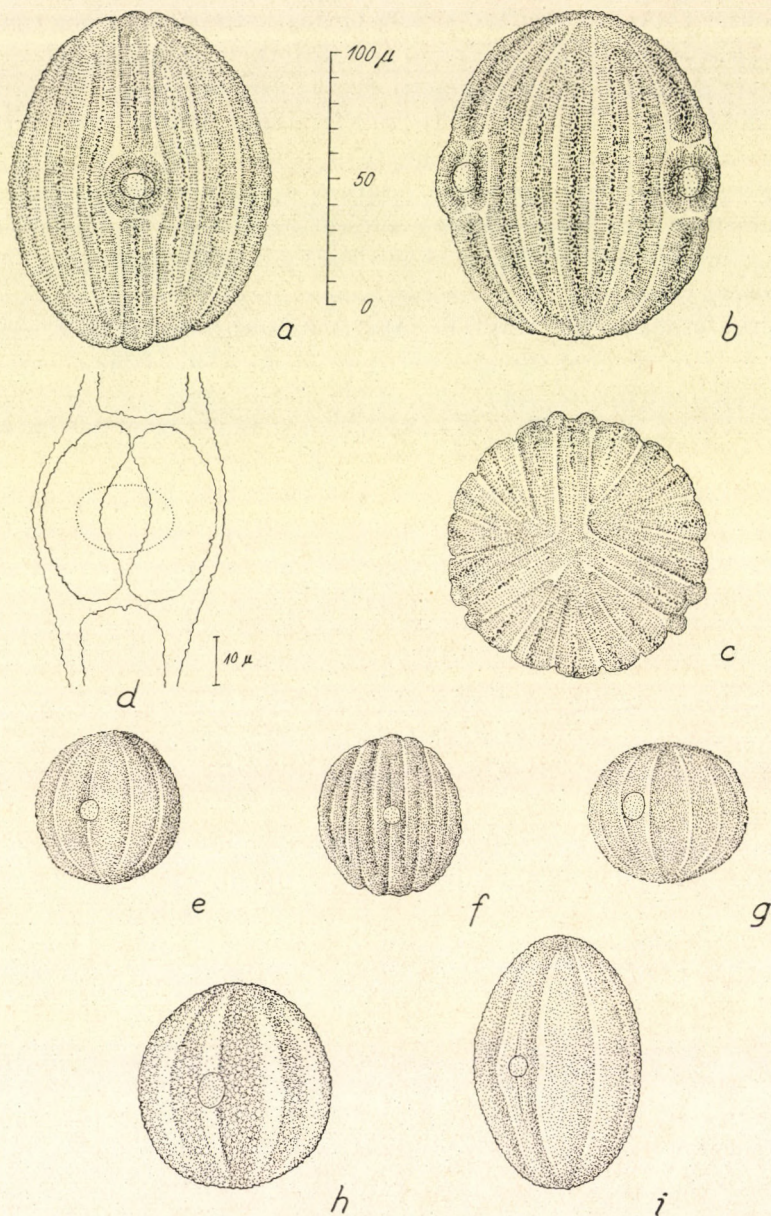



Fig. 2. Pollen grains of *Soóia* and of the related genera. a—c: *Soóia ulugurica* pollen from different views, d: Detail of picture „a" by higher magnification. One porus is shown, surrounded by the isolated parts of the costa. All drawn from the holotype. e: *Asteracantha longifolia* (L.) Nees, collected in Tanganyika, Kyimbila, at 1350 m altitude, by STOLZ, 1912 (BP). f: *Dyschoriste burkei* T. Anders, collected in Transvaal, Barberton by ROGERS, No. 24014 (BP). g: *Hygrophila leucea* Miqu., collected in Japan by WEISS, No. 1060 (BP). h: *Brilliantaisia ovariensis* Beauv., planted in the Berlin-Dahlem Botanical Garden from Sierra Leona (BP). i: *Hygrophila pringlei* Greenm., collected in Mexico, Uruapan by PRINGLE, No. 13887 (BP). All drawn by Miss Zs. BUNKE, at equal magnification except „d".

Anyway, there are enough differencies according to the diagnosis to treat them as separate genera. These differencies are: The very different pollen type of *Epiclastopelma*, described by *Lindau* as *Petalidium* type. The great difference in pollen size (*Epiclastopelma* has only 58 ×77 μ large grains), the very different leaf type (5 —45 ×1 —12 mm with visible cystoliths and only 1 —5 mm petioles by *Epiclastopelma*) and the different stamens (E. has a 1 mm long spine on the anther).

The phenomenon, that the pori are surrounded by stoma guard cell like isolated parts of the costae, so the pori are neither on, nor between the ribs, was unknown in the family. Even the large size of the pollen grains is unusual, only two genera have pollens bigger than 100 μ within the *Acanthaceae* (*Louteridium* and *Thunbergia*), and only by *Louteridium* is the pollen larger than in our case.

The holotype specimen was collected together with a few isotypes in East Africa, Tanzania, in the southern part of Uluguru Mountains, SE of Bunduki village and Forest Station, in Kikododo Forest Reserve, at 1650 m altitude, on 21 September 1971. The habitat is an acidophilous, montane rain forest of *Ocotea usambarensis* — *Agauria salicifolia* — *Blechnum* type. The collecting number of type specimens is: PÓCS 6463/C. The author was accompanied during his collecting trip by his assistant, Mr. P. S. MWANJABE and by Mr. & Mrs. J. LUNDQVIST. The holotype specimen is deposited in the Herbarium of the Hungarian Natural History Museum (BP), the isotypes in the East African Herbarium, Nairobi (EA), in the Herbariums of the University of Dar es Salaam, of the Paris Natural History Museum (P), of the Royal Botanic Garden, Brussels (BR), and finally of the Teachers' College, Eger (EG).

A bit further from the type locality, but within a 5 km circle I found two more occurrences of the same plant. On the Kilangala summit, SE of Bunduki, it lives in a mossy forest of *Allanblackia* — *Melchiora schliebenii* — *Cyathea* type, associated with a dense bush of *Mimulops solmsii* Schweinf. and other *Acanthaceae*, at 1900 m altitude (coll. No. 6464/C). The third locality is further, about 6 km SE of Bunduki, on the eastern slopes of the S Ulugurus, above Kibungo Mission. The habitat is similar to the type locality: acidophilous montane forest at 1600 m altitude. There the plant was only photographed, on 10. October 1971.

Acknowledgement

The author wishes to express his thanks to the University of Dar es Salaam for sponsoring his research work in the Uluguru Mountains, to the staff of the East African Herbarium for calling his attention to this new taxon, and towards Mrs. CSAPODY and Miss ZS. BUNKE for the preparation of drawings.

REFERENCES

Lindau, G. (1892): Acanthaceae africanae I. Engl. Bot. Jahrb. **17.** 89–113.
Lindau, G. (1894): Beiträge zur Systematik der Acanthaceen. Engl. Bot. Jahrb. **18,** 36–64.
Lindau, G. (1895): Acanthaceae Africanae II. Engl. Bot. Jahrb. **20,** 1–76.
Lindau, G. (1895): Acanthaceae. In A. Engler: Die natürlichen Pflanzenfamilien IV. 3. b. Leipzig, 274–354.
Lindau, G. (1895): Acanthaceae africanae III. Engl. Bot. Jahrb. **22,** 112–127.
Nees ab Esenbeck, Ch. G. (1847): Acanthaceae In A. de Candolle: Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. XI. Paris, 46–519.
Radlkofer, L. (1883): Über den systematischen Wert der Pollanbeschaffenheit bei den Acanthaceen. Sitzungsber. d. math. phys. Cl. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. **13,** Heft II.

RECENSIONES

SOÓ, R.:Synopsis systematico-geobotanica florae vegetationis Hungaricae. A Magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. IV. 1970. 614 p.; V. 1973. 724 p.*

It belongs among one of the rare moments of the scientific life of Hungarian botany when it is augmented by an immense critical synopsis of her flora and vegetation, like the one authored by R. Soó, Academician, a work incomparable in scope, context, and priceless new points of view. The opus is now complete by the recently published volume V, (a complementary volume VI, containing mainly the various registers will yet be published).

Volume IV embraces the composites (*Asterales*) and the author's orders *Caryophyllales-Monochlamydeae.* Within this, one should point out the modern elaboration of many large and difficult genera, e.g. *Centaurea, Hieracium, Dianthus, Quercus* (complemented by V. MÁTYÁS), etc. (The modern cytotaxonomic review of the earlier genus *Chrysanthemum* is included in the supplements of volume V).

Volume V contains the monocotyledons, and several supplements. The thorough elaboration of the orchids and the genus *Festuca* should especially be emphasized. As in all preceding volumes, the author gives for every species all synonyms, a detailed critical survey of the infraspecific forms (occasionally with identification keys), the cytotaxonomic, floral and seed biological as well as synecological data; the expression in a five-membered scale of the specific heat, moisture, and nitrogen requirements, Ca requirement, the novel TNF formula, data on the home and general distribution of the species; however, the most detailed section for all species relates to the coenological role of the given taxon, listing the plant associations in which it occurs (occasionally with references to eventual gaps in the respective researches in Hungary), and on this basis establishes the coenosystematical role and significance of the species. Based on recent literature and the terminological principles of phytocoenology, this volume presents the enumeration of plant associations occurring in Hungary, with a brief characterization of the newly designated associations. It is also this same volume which contains the latest data, referring to the given species, published in Hungarian phytocoenological literature since 1964—1970 (that is, the publication of volume I), as well as the latest systematical, floristical, etc. supplementary remarks to volumes I—IV.

The last supplement reveals the many species which had their names changed since 1964. Probably the most valuable part of the entire volume is the establishment of the correct and valid name and value ofthe higher coenosystematical units in Hungary (a brief account in German was already published in Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 1971). Systematically, the most important is the author's attempt to harmonize his earlier systems (1953, 1967) with those put forward by TAHTADSHYAN—CRONQUIST—EHRENDORFFER (1966—1970), and with due attention also to the main new chemotaxonomic results. Accordingly, the names *Malvidae,* and *Eucomiidae* are proposed instead of the subclasses *Dilleniidae* and *Hammamelidae*.

The Introduction in three languages presents a concise summary of the author's work or more precisely the aims of the Handbook and the phases of work that went into the ten years until it was finished. Incidentally, it is also an intimate description of the botanical credo of a great scientist. By the publication and the fine form of appearance of this volume not only an "old dream", conceived already at the beginning of the fifty years of creative botanical labours of the author, has now been realized, but Hungarian botany became thereby enriched by a matchless opus, nearly unparalleled in the literature of also the big and rich nations, and which will survive, I am more than sure, as a basis for a long time for all research

* A rewiew by O. BORSOS of the first three volumes appeared in Acta. Bot. Acad. Sci. Hung. 15, 357—358 (1969).

and study work to be done on the flora and vegetation of Hungary. On the occasion of the completion of the great work, salutations are due to the "Handbook", representing the lifework of the illustrious author, so appropriately published in the fiftieth year of his incessant botanical labours and in the seventieth year of his life, a priceless continuation and fulfillment of the magnificent efforts directed at the exposition and knowledge of the flora and vegetation of Hungary, the mightiest of the concatenation of peaks represented by the contributions of PÁL KITAIBEL, VINCE BORBÁS, LAJOS SIMONKAI, and SÁNDOR JÁVORKA.

G. UBRIZSY

INDEX

As the papers sended for the volume of Acta Botanica to be published in honour of Academic Dr. Dr. h. c, R. Soó are so numerous and voluminous, it will be published in two parts. In the present volume contains the papers of foreign authors and some Hungarian only. The papers of the others will come out in the next number, (20: 1 —2, 1974): Boros, Á. and Vajda, L.; Sz.-Borsos, Olga; Csapody, I.; Farkas, G.; Frenyó, V.: Garay, A.: Haraszty, Á.; Horváth, I. and Bodrogközy, Gy.; Járai-Komlódi, Magda; Kárpáti, I. and Vera; Kovács, Margit; Maróti, M.; Mándy, Gy.; Pócs, T.; Sárkány, S.; Szujkó-Lacza, Júlia and Fekete, G.; Tétényi, P.; Ubrizsy, G.; Vida, G.; Zólyomi, B., Máthé, I., Précsényi, I. and Szűcs Z.

Some papers promised by foreign authors have not arrived until the closing of the volume (obrov — Leningrad, Dansereau — Montreal, Ehrendorfer — Wien, Holub — Pruhonice, Knapp — Giessen, Lavrenko — Leningrad, Mayer — Ljubljana, Merxmüller — München, Michalko — Bratislava, Rivas-Martinet — Madrid, Walters — Cambridge, Westhoff — Nijmegen).

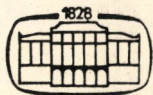
PALEOGENE FOSSIL SPOROMORPHS OF THE BAKONY MOUNTAINS

Part I

by M. Kedves

(Studia Biologica Academiae Scientiarum Hungaricae 12)

In his book "*Palynological Studies on Hungarian Early Tertiary Deposits*" (Akadémiai Kiadó, 1969) the author discussed the sporomorph composition of the Hungarian Early Tertiary deposits. The present work sets the target to elaborate monographically the sporomorphs of the Bakony Mountains. The complete work summarizing some 10 years of research will be published in four volumes in the series of Studia Biologica. The present, first volume gives the survey of the relevant literature on palynological investigation and the taxonomy of spores, together with the description of several new taxa.

In English · Approx. 100 pages · Cloth

AKADÉMIAI KIADÓ

Publishing House of the Hungarian Academy of Sciences

Budapest

ACTA BOTANICA

ТОМ 18—ВЫП. 1—4

РЕЗЮМЕ

ПРОФЕССОР РЕЖЁ ШОО, АКАДЕМИК

(К 70-летию со дня рождения)

Редакционная каллегия журнала **Acta "Botanica"**, Будапешт

В биографии академика профессора Режё Шоо, написанной по поводу 70-летия со дня рождения, подытоживаются не только самые выдающиеся научные результаты юбиляра, достигнутые им в отдельных разделах ботаники, а также приводятся список имен его учеников и сотрудников, и, кроме того, его более важные публикации (книги, более крупные серийные издания и более значительные статьи, появившиеся в журналах); приведены также 44 таксона, названных до сих пор в его честь, вместе с их библиографическими данными.

ДАННЫЕ К КРУГУ ФОРМ CHENOPODIUM L. SECT AMBRINA (SPACH) BENTHE. HOOK, SECT. NIGRESCENTIA A AELLAN

Л. ЭЛЛЭН

Автор выдвигает для *Chenopodium burkartii* особую секцию (*Nigrestencia*). В секции *Ambrina* он выделяет новые виды: *Ch. elegans*, *zoellneri*, *minuatum* и *ambrosoides* **var.** *costei*. Дается ключ для определения и сообшается ареал распространения отдельных таксонов.

СВОЙСТВА ПОЧВЫ, ОБУСЛОВЛЕННЫЕ ТОПОГРАФИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ ВЫСОХШИХ РУСЕЛ ПУСТЫНИ

К. Х. БАТАНОУНИ

Сообщаемые в статье исследования были проведены на месте высохшего русла Египетско—Аравийской пустыни, а именно вблизи Гелуана. Исследовавшееся место является частью высохшего русла с многочисленными террасами и неровной топографией. Изменения топографии вызывают дифференциацию ряда микро-местообитаний, расположенных на расстоянии нескольких метров друг от друга. Каждое из них имеет свои специальные условия среды и растительный покров. Свойства почвы, в частности ее текстура и глубина, играют существенную роль в жизни растений пустыни, прежде всего путем регуляции количества и доступности воды. Автор показывает, что в различных микро-местообитаниях свойства почвы меняются в широких пределах. Эту изменчивость он приводит в связи с топографической неровностью высохшего русла. Физиографические черты высохших русел пустыни, из-за их эффекта на свойства почвы и на источники воды, являются главными факторами распределения растительных сообществ.

ДЕРНИНА ИЗ FESTUCA ESKIA В ЦЕНТРАЛЬНЫХ И ВОСТОЧНЫХ ПИРЕНЕЯХ: ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗЛОЖЕНИЕ

А. БОДИЕР, А. ГЕСЛО, КЛ. ГИГЛИОН Й Р. НЕГР

Festuca eskia Ram. является климактерическим видом субальпийского яруса пиренейских гор, который слагается из различных таксонов, один из которых характерен для склонов перигляциального геоморфогенеза, а другой — для местностей, находящихся в биостазе. То же самое относится к двум типам *Trifolium alpinum*. При одинаковых условиях *Campanula ficarioides* противоположна *C. recta*. Со своей стороны, *Festuca paniculata* связана с другим типом *Trifolum alpinum* на субальпийских склонах с высокой *cryoclestie*, и с *Campanula precatoris* на горных склонах в биостазе. Динамизм склонов, следовательно, сильно определяет образование видов из таксонов, различных по морфологии и по химизму, особенно общих аминокислот и пролина.

НОВЫЕ РАСТЕНИЯ В КУБЕ, III

А. БОРХИДИ, Й. АКУНА Й О. МУНИЗ

В третьей публикации серии статьей авторы обсуждают новые систематические единицы флоры Кубы. Дается описание 4 новых видов рода *Eugenia* (сем. *Myrtaceae*) и диагноз нового рода *Kodalyodendron* (сем. *Rutaceae*).

СООБЩЕСТВО КИПРЕЙ (EPILOBIUM FLEISCHERI), УКРАШАЮЩЕЕ АЛЬПИЙСКИЕ ВОДОЕМЫ

Й. БРАУН-БЛАНКЕ

Epilobium fleisceri развивается как первая хорошо выраженная ассоциация на наносных отложениях субальпийских потоков кремнистых гор.

ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В КАСИНСКОМ БАССЕЙНЕ

Ш. ЧЮРЁШ

Касинский бассейн со средней высотой в 700—900 м, возникший путем погружения карпатского флиша, окружают горы высотой в 1100—1400 м.

Флора бассейна сравнительно однородна. На основе таксономического-систематического, биологического, флористического и экологического анализа 480 видов флора этой области относится к среднеевропейскому, горному типу. На прохладных местообитаниях встречается также множество видов, живущих в альпийской зоне: *Scorzonera rosea, Achillea lingulata, Thesium alpinum, Anemone narcissiflora, Scabiosa lucida, Gymnadenia labida, Ranunculus montanus, Hypochoeris uniflora, Knautia longifolia.*

Растительность состоит главным образом из злаковых сообществ. Леса (дубовые, буковые, еловые леса) сохранялись только на горах, более отдаленных от деревень. Интересно, что кислые дубовые леса (*Genisto-Quercetum petraeae*) местами соприкасаются с еловыми лесами (*Hieracio-Piceetum myrtilletosum*). Наиболее распространенными злаковыми сообществами бассейна являются *Agrosti-Festucetum rubrae montanum*, *Nardetum strictae montanum siculum* и переходные ценозы этих двух ассоциаций (*Nardo-Festucetum rubrae*). Наиболее сухим сообществом является *Agrosti-Festucetum rubrae coronilletosum.* На местообитаниях этого сообщества, а также на местах произрастания *xeronardetum* можно успешно насадить сосновые леса.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ К ТАКСОНОМИИ ПОДТРИБА CENTAUREINAE

Й. ДОСТАЛ

В статье обсуждается таксономия подтриба *Centaureinae* (семейства *Asteraceae);* автор распределяет этот подтриб на 51 род. Сообщаются также типы и некоторые другие данные этих родов.

ЦИТОТАКСОНОМИЯ НЕКОТОРЫХ ОРОФИТОНОВ ФЛОРЫ АБРУЦСКИХ АПЕННИН

Ш. ФАВАРЖЕР

Автором было определено число хромосом 35 таксонов, относящихся к орофильной флоре Абруцских Апеннин. Наборы хромосом двадцати трех из них или впервые публикуются автором или они отличаются от числа хромосом, сообщенных другими авторами. Наиболее интересные результаты относятся к родам *Thesium* и *Carduus*, а также к эндемическим видам *Trisetum villosum*, *Brassica gravinae*, *Carduus chrysacanthus*.

Процентное соотношение диплоидных таксонов значительное, что свидетельствует о ревности этой орофильной флоры. Определенное число таксонов повидимому альпийского роисхождения (напр. *Sedum atratum* и автор полагает, что они попадали в Абруцские Апеннины во время ледниковых периодов (цит. Фаварже 1972a).

ДАННЫЕ К РОДУ BUGLOSSOIDES MOENCH

Р. Б. ФЕРНАНДЕС

Сообщаются данные относительно некоторых видов рода *Buglossoides* Moench. Даются синонимы, отличительные признаки, географическое распределение четырех подвидов вида *B. arvensis* (L.) J. M. Johnston, а также идентификация и типизация критических таксонов vars. *caerulescens* DC. и *multiculis* DC от *Lithospermum arvense* L. Проводится обособление *B. minima* (Moris) R. Fernandes от *B. tenuiflora* (L. f.) J. M. Johnston, и последнего вида от *B. arvensis* subsp. *sibthorpiana* (Griseb.) R. Fernandes.

ЧЕЛОВЕК — РАСТЕНИЕ — ПРИРОДА

В. ХАБЕР

В глубокой древности человек в течение многих поколений жил как часть природы, облик и функцию которой определяли растения. Когда человек осознал свои умственные способности и стал преобразовывать природу, он стал полагать, что может обособиться от нее. Только в настоящее время человеку вновь становится ясным, что он стойко связан с природой. Отдельные лица или группы всегда искали связи с природой и с растениями в форме любимого занятия при доме и в саду, или путем охраны природы в естественном ландшафте. Оба пути вызвали конфликты, но они могут в существенной мере помочь осознанию закономерностей и неизменности отношений человека, растений и природы, и способствовать осознанию окружающего мира.

ДАННЫЕ К ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ СРЕДНИХ ГОР И ИХ ГОРНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ НА ОСНОВЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Ф. К. ХАРТМАНН

Лесные сообщества средних гор, как напр. Альп и Карпат, достигших климакса своего развития, можно характеризовать прежде всего на основе ступеней высоты и данных климата, соответствующих этим ступеням высоты. Отдельные лесные сообщества показывают явную зависимость от условий климата, почвы и водного режима своего местообитания. Хартманн с соавторами пытались при сотрудничестве с Германской метеорологической службой выяснить в ходе нескольких работ вопрос о том, каким образом лесные сообщества, в пределах отдельных климатических ступеней высоты, и их почвы, после своего развития на соответствующих субстратах, изменяются под влиянием суммы климатических факторов. Для характеристики теплового режима на аснове долгосрочных наблюдений были вычислены сумма среднесуточной температуры, продолжительность вегетационного периода и величина средней температуры (с 1-го мая по 30-е сентября). Сообщается также продолжительность вегетационного периода, средние величины температуры и атмосферных осадков, а также величины общих атмосферных осадков и их эффект с учетом наветренной и подветренной сторон. В отношении макроклимата верхние и нижние границы отдельных лесных ступеней повышаются с севера на юг соответственно увеличению суммы тепла.

Описание региональных и местных условий климата, включая также анализ микроклимата, как это было проведено профессором Р. Шоо еще в 1928 году, в настоящей работе можно было только вкратце наметить (см. Хартманн и Шнелле 1970, Хартманн 1972 и т. д.).

КРИТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ В ОБЛАСТИ ТАКСОНОМИИ? ТАКСОНОМИЯ ЯВЛЯЕТСЯ КЛАССИФИЦИРУЮЩЕЙ СИСТЕМОЙ БИОЛОГИИ

В. Х. ХЕЙВУД

Новое оживление, наблюдаемое в области таксономии и систематики, и даже в сравнительно пренебреженной области флористики, одно из самых замечательных явлений современной биологии. При более тесном рассмотрении, однако, немедленно выявляется, что много специалистов таксономии предъявляют серьезные опасения относительно пригодности нынешней организации и структуры своей дисциплины для правильного обращения этими достижениями. К чувству побуждения и восторга по поводу воскрещения таксономии примешивается атмосфера кризиса. Нельзя отрицать, что в области таксономии наблюдается критическое положение, несмотря на то, что имеются сведения о ряде новых работ.

ДАННЫЕ К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ИЗМЕНЕНИЙ СОРНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ЮЖНОЙ ЧАСТИ ЧЕХОСЛОВАКИИ

С. ХЕЙНИ

В связи с созданием производственно-кооперативных деревень в местообитаниях (экотоп) сорных растительных сообществ произошли значительные изменения. Вначале автором обсуждается преобразование социальных и экономических условий в деревнях южной части Чехословакии (в бассейне Будейовице) и связанные с этим изменения экотопов внутри деревни (**Intravillan**) и вне деревни (**Extravillan**). Затем анализируется развитие, распространение или вытеснение отдельных ассоциаций (приведенных также на таблице) на местообитаниях, преобразовавшихся вследствие новых социально-экономических изменений.

О КРУГЕ ФОРМ SCENEDESMUS SOÓI HORTOB.

Т. ХОРТОБАДЬИ

Scenedesmus soói **Hortob.** был первым видом сценедезмусов, обладающим столбчатообразной или полушарообразной колючей базой. С времени первого описания (1954 г.) этот вид был обнаружен в многочисленных венгерских и зарубежных биотопах. Он всюду относится к более редким водорослям. Предпочитает более теплые времена года. В статье обсуждаются 10 таксонов из круга форм этого вида. Из них одно видоизменение является новым для науки.

О РЕГИОНАЛЬНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ В АВСТРИЙСКИХ АЛЬПАХ

Е. ХЮБЛ и Х. НИКЛФЕЛЬД

Обсуждаются заключения, сделанные на основе самых заметных отклонений макрорельефа и климата, горизонтальных и вертикальных изменений флоры и растительности в Австрийских Альпах, что подробно анализируются хорологически. Северные умеренные и Южно-Центрально-Европейские горные, также как океанские и континентальные ареальные типы распределяются не только в различных растительных ареалах и высотах (краевые и внутренние части Альп; горные, субальпийские, альпийские зоны), но также в пределах зональных растительных сообществ, в различных ярусах и социологических видовых группах. То же самое относится к термофильной растительности отдельных секций на границе Альп. В заключение, на основе сравнения флоры альпийских (субальпийских) ареалов и растительности горных лесныхобластей авторы указывают на совпадение между горизонтальными различиями двух высотных зон.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ПОЛУВЛАЖНЫХ НИЗИННЫХ ЛУГОВ ЮГОСЛАВИИ

Л. ИЛЬЯНИЧ

Интересная корреляция была установлена между климатом и распределением сообществ влажных низинных лугов Югославии.

В северо-западных областях, главным образом в Словении, в зоне умеренного, теплого и очень влажного климата, распространены группы **Molinion** и они постепенно заменяются группой *Deschampsion* по мере уменьшения осадков в юго-восточном направлении долины реки Савы.

Группа *Trifolia pallidi* распространяется более низко, в направлении восточной части Кроации в долине реки Савы и аналогичных районах Боснии и Сербии, в которых климат еще более засушлив, от полувлажного до полузасушливого.

Для телпых, юго-восточных, субредиземноморских территорий Югославии, в частности в Македонии, с полузасушливым до засушливого климатом, характерны луга группы *Trifolion resupinati*, а субредиземноморские, полувлажные теплые местности Кроации и соответственные примыкающие районы характеризуются лугами группы *Molinion-Hordeion secalini.*

НОРМАЛЬНОЕ И АНОРМАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ УСТЬИЦ У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ BEGONIACEAE И GESNERICAEAE

Й. А. ИНАМДЕР, Д. Ц. БХАТТ и Р. Ц. ПАТЕЛ

Обсуждается онтогенез нормальных и анормальных устьиц у трех видов **Begoniae** и *Didymocarpus pygmaea.* Вполне развитые устьица этих видов являются анизоцитическим и с 3—6 побочными клетками, расположенными в виде двух колец, устьица же вида *Didymocarpus pygmaea* аномоцитические, диацитические, анизоцитические и переходного типа. Отмечены следующие аномальные типы: клетки устьиц, остающиеся инициальными; одиночные замыкающие клетки в окружении нормальных устьиц; одиночные замыкающие клетки; задержанное развитие; недоразвитые замыкающие клетки; парные устьица; соприкасающиеся устьица и деление замыкающих клеток. Онтогенез устьиц аномоцитического типа является гаплохейлическим или перигеническим, тогда как онтогенез других типов — синдетохейлическим или мезогеническим. Нормальные или анормальные устьица *Didymocarpus pygmaea* не во всех отношениях сходны с устьицами исследованных видов *Begoniae.*

ДВЕ НОВЫЕ СУБСРЕДИЗЕМНОМОРСКИЕ АССОЦИАЦИИ КУСТАРНИКОВ НА ЗАПАДЕ БАЛКАНСКОГО ПОЛУОСТРОВА (АЛБАНИЯ)

П. ЯКУЧ

В статье дается описание двух новых субсредиземноморских ксеротермических кустарникоподобных ассоциаций Албании (на западе Балканского полуострова). *Cynancho (albanici) — Oxtryetum cyrpinifoliae*, лес со смешанной листвой на высоте 900—1000 м, является реликтовым растительным сообществом склонов скал среднебалканских известняковых гор. Его можно считать южным продолжением иллирских сообществ *Seslerio — Ostryetum. Salvio (ringenti) — Buxetum sempervirentis*, шибльякоподобный низкий кустарниковый лес, является среднебалканским сообщестовм серпентиновых гор, расположенных вблизи Охридского озера. В статье описаны структурные соотношения обоих новых сообществ, их характерные фитоценологические комбинации видов, а также распределение видов сообществ по типам ареала и спектр их жизненных форм.

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ КИСТЕВОГО ФАСОЛЯ НА РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА

Ш. КАТЮ и М. Н. ТЕВАРИ

В статье рассматривается общее действие регуляторов роста растений цикоцеля, морфактина и гиббереллoвой кислоты на растение *Cyamopsis tetragonoloba* (L.). Гибберел-

ловая кислота и листья растения. Морфактин не только значительно препятствовал росту междоузлия и черенка, но также вызвал у листков процесс сращивания, в результате чего появились разные варианты одинарных листьев вместо выемчатых листьев, наблюдаемых у контрольных растений.

ДВА НОВЫХ ВИДА PHLEGMARIURUS (LYCOPODIACEAE) ИЗ ЗАЙРЕ

А. ЛАВАЛРЕ

Дается описание двух новых видов рода *Phlegmariurus* из средней лесной зоны Зайре (Бельг. Конго). Эти два вида рода *Phlegmariurus*, недавно отделенного от рода *Lycopodium*, следующие: *Ph. sooianus* (*L. phlegmaria* auct. e territorio), *Ph. tournayanus* Lawalrée

ЦИТОТАКСОНОМИЯ БОРЕАЛЬНЫХ ТАКСОНОВ РОДА PHYLLITIS

А. ЛЁВЕ и Д. ЛЁВЕ

По причине таксономической целесообразности род *Phyllitis* Hill рассматривается как группа, морфологически отличающаяся от рода *Asplenium* L. несмотря на то, что совершенно ясно, что биологически он только подряд или секция последнего рода. Род Phyllitis слагается из трех диплоидных видов ($2n = 72$); *P. scolopendrium* (L.) Newmann из Европы и Западной Азии, *P. sagittata* (DC.) Guinea & Heywood из Средизенмоморья и *P. lindenii* (Hook.) Maxon из Южной Мексики, из паналлотетрапломного вида ($2n = 144$): *P. hybrida* (Milde) C. Chr. из северной части Адриатического моря и гемиаллотетраплоидного вида ($2n = 144$) *P. japonica* Kom., который в лесной зоне восточной Азии представлен подвидом ssp. *japonica* и в лесной зоне восточной части Северной Америки подвидом ssp. *americana* (Fern.) Lőve & Lőve.

НОВЫЙ СОРТ FESTUCA ИЗ КИТАЯ

И. МАРКГРАФ-ДАННЕНБЕРГ

Автор дает описание нового сорта из рода *Festuca* (Subsect. *Exaratae*): F. *ransuensis* ex China, provincia *Kansu*.

ДАННЫЕ К ЕВРОПЕЙСКОМУ АРЕАЛУ ХИМИЧЕСКИХ ТИПОВ SOLANUM DULCAMARA L.

И. МАТЕ, и И. МАТЕ мл.

Авторы изучали химические типы *Solanum dulcamara* L. на значительном числе растений, происходящих из более чем 50 европейских ботанических садов (химический анализ примерно 1000 особей). Они считают обоснованным обособление трех хемотипов, а именно: tomatidenol, solasodin и soladulcidin.

Выявлена определенная связь между составом и количеством алкалоидов, поскольку тип tomatidenol с доминантно западноевропейским ареалом отличается более высокой концентрацией алкалоидов, чем тип soladulcidin с доминантно восточноевропейским распространением. Тип solasodin как на основе ареала, так и на основе содержания общих алкалоидов можно считать переходным типом.

TEUCRIUM SUBSPINOSUM POURRET ET WILLD., ЭНДЕМИТИЧЕСКИЙ ВИД БАЛЕАРСКИХ ОСТРОВОВ

Х. МЕЙЗЕЛ

На основе сравнения двух близкородственных западно-средиземноморских видов *Teucrium marum* и *T. subspinosum* определяются особые признаки роста этих типов растений (Dornpolster-Gewächse?) и они приводятся в связи со специальными условия ми мес

тообитания средиземноморских-субальпийских и прибрежных формаций. Развитие колючего покрова (Dornmantel?) вокруг вегетативной системы средиземноморских полукустарников на подвергнутых инсоляции местообитаниях — подобно как и остающиеся одревеснелые соцветия — следует рассматривать как защитное приспособление против инсоляции.

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О НЕОГЕННЫХ СЛОЯХ У С. ЧЕРЕХАТ

Э. НАДЬ

При бурении скважины № 1 у с. Черехат Алшовадас (Венгрия) были пройдены гельветские, сарматские и паннонские слои. Из богатого материала спор и пыльцы выделенных при бурении скважины, автором были описаны новый род ***Gomphrenae pollenites*** с новым видом ***G. soói*** **n. g. n. sp.** и кроме того три новых вида: ***Lusatisporis undulosus*** **n. sp.**, ***Microfoveolatisporis alsovadasii*** **n. sp.**, ***Perimonoletes spicatus*** s. sp. Обсуждаются также некоторые проблемы номенклатуры, вопрос о действительности рода ***Polypodiisporites*** **R. Potonié 1933** и о систематической принадлежности вида «solidus«. Дается также краткая оценка диаграммы, созданной на основе материала.

К СИСТЕМАТИЧЕСКОМУ РАСПРЕДЕЛЕНИЮ СРЕДНЕЕВРОПЕЙСКИХ ДУБОВО-БУКОВЫХ ЛЕСОВ

Р. НЕЙХЕЙЗЛ и З. НЕЙХЕЙЗЛОВА-НОВОТНА

На основе предварительных табличных сопоставлений обсуждаются следующие проблемы среднеевропейских буковых и дубовых лесов: 1) среднеевропейская территория подразделяется на 12 более или менее самостоятельных неполных областей; 2) дается краткая характеристика условий местообитания; 3) видовой состав верхнего яруса представляет мало возможностей для дальнейшей фитоценологической классификации среднеевропейских дубовых и буковых лесов. Экологические условия позволяют совместное существование всех важных древесных пород в дубовых и буковых лесах, произрастающих на «средних» местообитаниях. Элиминация определенных древесных пород, без хорологического обоснования, осуществима только медленно; 4) лучшую основу для подробной классификации среднеевропейских дубовых и буковых лесов представляют видовые составы кустарникового и дернового ярусов. ***Rosa arvensis***, ***Carex umbrosa*** и ***Potontilla*** **sterilis** можно рассматривать как относительно хорошие характерные виды, тогда как osталные виды представляют собой лишь виды, дифференцирующие региональные сообщества, характеризующие данную местность, или обособляющие отдельные виды подчиненных синтаксонов.

ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ СООБЩЕСТВ EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII НА ПРИМЕРЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СБЕМОК, ПРОВОДИВШИХСЯ В ЮЖНОЙ ГЕРМАНИИ

Э. ОБЕРДОРФЕР

На основе характерных видов центрами распространения растительных сообществ, подытоженных в классе *Epilobietea angustifolii* являются свежие, рыхлые, богатые гумусом почвы, хорошо снабженные питательными веществами, прежде всего в лесосеках и на прогалинах подгорных и горных буковых лесов. Они менее часто встречаются и менее выражены на местообитаниях лесов Carpinion, *Quercetalia robori-petraeae, Vaccinio-Piceetalia, Querce:alia pubescent-petraeae.* Вне леса, на местообитаниях, возникших под влиянием культивирования, они могут быть вводным сообществом при естественном возобновлении облесения бывших под лесом площадей. Различаются при стадии: 1. сообщества *Epilobion* и *Atropion*, требующие сильной мобилизации питательных веществ и, следовательно, не всегда развивающиеся в процессе естественного возобновления облесения; 2. низкорослые высокотравные сообщесавт **Senecio fichsii** группы *Sambuco-Salicion* и заросли *Rubus*; 3. высокорослые кустарники «предварительного» леса с видами **Sambucus nigra. S.** *racemosa, Salix capraea, Sorbus aucuparia*, Место *Epilobietea* в систематике находится между *Trifolin-Geranietea* и *Betulo-Adenostylete.*

Перечисление ассоциаций Южной Германии см. на стр.

ДАННЫЕ К АЦИДОФИЛЬНЫМ КУСТАРНИКАМ FRANGULAE

Х. ПАССАРГЕ

На основе исследований автора дается обзор встречаемости и ценологической структуры мезофильных-ацидофильных кустарников *Frangulae* (табл. 1—4). Сравнительное изучение показывает (табл. 5 и 6), что они представляют собой самостоятельные единицы растительности. Дается описание сообщества *Agrostio-Franguletum*, произрастающего на свежих подзолистых и бурых подзолистых почвах на равнинах подгорных местностей, сообщества *Molinio-Franguletum*, произрастающего на низко-расположенных влажных торфянистых почвах, и сообщества *Calamagrostio villosae-Franguletum* на силикатовых скальных почвах на высоте гор.

ДАННЫЕ К СОЦИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ СООБЩЕСТВ NANOJUNCETUM ВЕНГРИИ (КЛАСС: ISOETO-NANOJUNCETEA BR.—BL. ET TX. 1943)

В. ПИТШ

Дается новое социологическое распределение растительности Nanojuncetum Венгрии (класс: *Isoäto-Nanojuncetea*, серия *Cyperetalia fusci*) на основе 341 съемки (табл. 1, 13 сообществ). Автор обособляет три группы (федерации): 1. среднеевропейско-евроазиатская группа *Elatini-Eleocharition ovatae* включает в себя большую часть венгерских сообществ Nanojuncetum, произрастающих на илистой почве берегов рек и озер, а также на почве рисовых полей (6 ассоциаций, стр. . . .); 2. в юго-восточной части Венгрии на аналогичных территориях вместо этих сообществ встречаются сообщества группы Heleochloo-Cyperion (2 ассоциации, стр. . . .); 3. только в западной части Венгрии вне вышеуказанных местообитаний появляются сообщества Radiolion linoidis (2 ассоциации, стр. . . .). Переходный характер носит сообщество *Lythro-Gnaphalietum*. Описанные из Венгрии сообщества *Verbenion* автор рассматривает скорее как «проникновение сообщества» (Gesellschaftsdurchdringung).

ДАННЫЕ К ПРОБЛЕМЕ РЕЛИКТОВЫХ РАСТЕНИЙ В ФЛОРЕ РУМЫНИИ

Э. ПОП

Непрерывность in situ реликтов была проверена методом пыльцевого анализа.

Непрерывность *Nymphaea lotus* var. *thermalis*, реликта из третичного периода доказывает пыльца, обнаруженная в предбореальных слоях.

Пыльца вида *Carpinus orientalis* повидимому встречается начиная с бореального времени (Банат), что является доказательством того, что это дерево, подобно другим термофильным деревьям, не является реликтом третичного периода.

Непрерывность реликтов из ледникового периода в эвтрофных торфяных болотах доказана палинологическими исследованиями, в частности в впадинах Георгени и Чиуц.

Омброгенные болота являются послеледниковыми формациями, однако их растительность содержит также истинные ледниковые реликты, которые произрастали во влажных и кислых ледниковых формациях, имеющих сходство с формациями нынешней Арктики.

ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРОТЕИНОВОГО МЕТАБОЛИЗМА В РОСТОВОЙ ЗОНЕ КОРНЕЙ LUPINUS ANGUSTIFOLIUS

Н. Г. ПОТАПОВ и Л. Г. КОСУЛИНА

На основе данных гелевого электрофореза рост и дифференциация корневых клеток связаны с уменьшением числа протеиновых компонентов. Анализ состава аминокислот в протеинах показывает, что для роста и дифференциации характерно хорошо выраженное изменение спектра протеинов. Дифференциация связана с повышением активности кислой фосфатазы и изменением уровня ИУК-оксидазы и пероксидазы. Спектр изоэнзима пероксидазы также оказался различным в различных корневых участках.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ НА ГРАНИТОВЫХ И ГИПСОВЫХ ПОЧВАХ БОСНИИ

Х. РИТТЕР-СТУДНИЧКА

Автором был изучен растительный покров на гранитовых и гипсовых почвах Боснии и Герцеговины. Она пыталась определить характерные черты крайних (экстремных) местообитаний, проявляющиеся прежде всего в бриофлоре, так например очень редкие виды и многочисленные горные и субальпийские элементы на горе Мошайца (изолированная гранитовая гора на паннонской равнине) и на гипсовой поверхности около Кулен—Вакуф. Фрагменты растительного покрова гипсовой почвы указывают на то, что на данном местообитании развилась бы растительность, подобная доломитовой растительности, которая ввиду меньшей связности почвы была бы менее крайней. Появляются также ацидофильные элементы. Поразительно наличие *Leucobryum glaucum*, непосредственно на сырой почве.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДИНАМИКО-ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО КРИТЕРИЯ В РЕШЕНИИ ОПРЕДЕЛЕННЫХ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ

В. СОЧАВА

В северных и южных зонах тайги автор установил следующие закономерности: на 100 км от северной границы лесов широко распространены фитоценозы, которые характерны для тундры, открытые леса *Larix dahurica*, представляющие серийные ассоциации, подчиненные лиственничной тайге. В бассейне реки Амур, на севере от зоны широколиственных лесов в подзоне тайги можно наблюдать открытые дубравы, представляющие серийные сообщества, подчиненные климаксам подзоны тайги, сообществам лиственнично-дубовых и дубово-сосновных лесов. В зоне тайги климаксы лесотундры и лесостепей преобразовываются в серийные ассоциации.

ПРОБЛЕМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ЛЕСА В ЗАПОВЕДНИКАХ СО КСЕРОТЕРМИЧЕСКИМИ МЕСТООБИТАНИЯМИ В ЮЖНОЙ ЧАСТИ ГЕРМАНСКОЙ ДЕМОКРАТИЧЕСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

Р. ШУБЕРТ

В Германской Демократической Республике заповедники со ксеротермическими местообитаниями в большинстве случаев относятся к запретным сельскохозяйственным территориям, на которых запрещены сенокос и выпас. В отношении развития они почти полностью предоставлены сами себе. Только несколько небольших, естественно безлесных местообитаний ксеротермических дернин не показывают, после прекращения антропогенного влияния, естественного возобновления леса. Ксеротермические дернины, возникшие в результате виноградарства, экстенсивного земледелия и выгона скота, вместе с вырубкой ксеротермических лесов, более или менее быстро вновь превращаются в кустарники, и затем в ксеротермические леса.

БАЙИОН И ЕГО «БОТАНИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ»

Ф. А. ШТАФЛЕУ

После краткой биографии парижского ученого по таксономии растений 19-го века Генрика Байион (1827—1895 гг.) обсуждается написанный им «Ботанический Словарь», место словаря в ботанике в конце 19-го века и его отношение к современным систематикам. Дается анализ книги с перечислением точных сроков издания и приведением содержания 34 отдельных выпусков.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ТАКСОНОМИИ QUERCUS THRACICA STEF. ET NED.

Б СТЕФАНОВ

В 1955 году в Восточных Родопах был обнаружен единственный экземпляр дуба, описанного под названием *Ouercus thracica* Stef. et Ned. Таксономически этот вид был отнесен к группе *Cerris*, однако морфологически и биологически он по многим

признакам отличается от чернильного дуба. После сообщения авторов появились малообоснованные взгляды о систематической принадлежности и происхождении этого вида, побудившие автора настоящей статьи к проведению длительных исследований. Эти эксперименты заключались в наблюдении над молодыми растениями, выращенными в большом количестве из желудей, ежегодно собранных с уникального дерева и в большом проценте способных к прорастанию. В настоящей работе автором излагаются результаты этих наблюдений, на основе которых он придерживается того мнения, что это дерево представляет собой обратную мутацию чернильного дуба, похожую на некоторые вечнозеленые дубы той же группы из верхнетреичного периода. Мутация в этом случае гораздо более похожа на ископаемый вид *Quercus drymeja* Unger.

ДАННЫЕ К «ТУНДРОВОЙ» РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЮГО-ВОСТОЧНЫХ КАРПАТАХ (РУМЫНИЯ)

Т. И. ШТЕФУРЕАК

После общих размышлений о степи и тундре, дается сравнение альпийских и зональных тундровых областей. Существование этой растительной формации было изучено на основе личных наблюдений автора и богатого библиографического материала.

Посредством сравнения педоклиматических, биогеографических и фитосоциологических особенностей лишайников, мхов и кормофитов массива Буцеги с теми же растительными организмами подобных территорий юго-восточных Карпат и других горных систем автор приходит к следующим выводам:

В юго-восточных Карпатах отсутствуют ассоциации, специфические для альпийской тундры, там растут только отдельные реликтовые растения (сообщества мелких пространств), ценотаксономически по большей части относящиеся к растительным формациям (дерновые угодья) на вершине гор.

На основе имеющегося распределения растительности по ступеням высоты автор полагает, что настоящей альпийской ступени не существует, так как она представлена только низшими поясами, тогда как нивальная зона отсутствует.

HIMANTOGLOSSUM (LOROGLOSSUM) HIRCICUM — CAPRINUM — CALCARATUM — AFFINE

Х. ШУНДЕРМАНН

Ареал распространения рода *Himantoglossum* ограничивается Центральной Европой, Средиземноморьем и Передней Азией. Род *Himantoglossum* находится в родстве с родом **Orchis**, однако он четко разграничен от последнего. От рода *Barlia* он отличается по числу хромосом.

Повидимому, в пределах этого рода виды **formosum** и **affine** обособляются от других видов, тогда как таксоны *hircicum*, *caprinum* и *calcaratum* связаны между собой посредством постепенных переходов. Поэтому их нельзя рассматривать как виды.

Все таксоны рода *Himantoglossum* предпочитают известковые и открытые местности (они не произрастают в густых лесах).

НОВЫЕ ДАННЫЕ К РАСПРОСТРАНЕНИЮ ОРХИДНЫХ НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ, ЕВРАЗИИ

А. И. ТОЛМАЧЕВ

Арктическая флора очень бедна орхидными, и даже последние по мнению автора, рассматриваются как новые заселенцы данной местности. Приводится ареал распространения следующих видов: *Listera cordata*, *Goodyera repens*, *Dactylorhyza maculata*, *D. tvaunsteineri*, *Lisielly obtusata* (*L. Oligantha!*), и также данные синэкологии видов *Coralliorhiza trifida*, *Coeloglossum viride*.

ПРЕДЛОЖЕНИЕ ЗАБОРА КОМПЛЕКСОВ ФИТОЦЕНОЗОВ НА ПОТЕНЦИАЛ I Н ЕСТЕСТВЕННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ РАСТИТЕЛЬНОЙ ВЕГЕТАЦИИ

Р. ТЮКСЕН

Автор знакомит читателей с методом забора комплексов фитоценозов на потенциально естественных территориях растительной вегетации. Потенциально естественным рас-

тительным покровом является совокупность естественных фитоценозов, иными словами совокупность климатических комплексов. В забор такого типа входят группы фитоценозов (alliance) ассоциации, субассоциации и даже фрагменты. Распространение фитоценозов показывает шкала r, —, 1—5 (рис. 1). Автор также приводит примеры забора комплексов вегетации нескольких территорий. Благодаря этому методу, исследования растительной социологии территорий станут возможными на более высоком уровне.

ДАННЫЕ К ИЗУЧЕНИЮ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ РОДОВ BOCCONIA L. и MACLEAJA R. BR. (PAPAVERACEAE)

В. ВЕНТ

Из родов *Papaveraceae Bocconia* L. и Macleaya R. Br. автор подверг тонкослойной хроматографии (dc) *B. frutescens* L.; cordata R. Br. и *M*, *microcarpa* Fedde, в целях исследования их алкалоидных спектров. Данные растения были выращены из семян, поступивших в рамках международного обмена семенами ботанических садов (BG). Перед химической обработкой материала проверялись гомогенность, таксономические аномалии и число хромосом выращиваемых растений.

Засушенные экземпляры выращенных растений помещаются в гербарий института (BHU). У представителей обоих родов выявлены в качестве основных алкалоидов протопин, альфа-аллокриптопин, сангвинарин и хелеритрин.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ УСЛОВИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ЭБРО (СЕВ.—ВОСТ. ИСПАНИЯ)

Х. ВАЛЬТЕР

Зональная растительность на плакорах в бассейне реки Эбро (сев.—вост. Испания) с аридным климатом и зимними морозами не степь и не полукустарничковая полупустыня, а редколесье из единичных низких деревьев *Pinus halepensis* и *Juniperus thurifera* с подростком из довольно морозоустойчивых *Rosmarinus lagascae officinalis*, *Brachypodium ramosum*, *Stipa* и др. В прошлом широко распространенные сообщества из Lygium spartum на коллювиальных почвах с большим содержанием гипса (теперь пшеничные поля), а также галофитные сообщества в депрессиях являются азональной растительностью. На гипсовых скалах растут интересные виды эндемичных гипсофитов.

О ПРОБЛЕМЕ ПАННОНСКИХ ЛЕСОСТЕПЕЙ

Г. ВЕНДЕЛБЕРГЕР

Автор дает краткое изложение принципов изучения структуры и генеза паннонских лесостепей. Подробная разработка проблемы проводится им в настоящее время.

ВОЗМОЖНОСТИ ПАЛЕОБОТАНИКИ ДОКАЗАТЬ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПУТИ РАЗВИТИЯ

В. ЦИММЕРМАНН

Отвергая взгляды, отрицающие или оспаривающие принцип эволюции или филогении, и подвергая критике мнения, связывающие явнобрачные растения с живущими в настоящее время предками, автор подчеркивает, что на основе изучения филогенеза отдельных органов (или признаков) можно добиться выяснения филогенеза систематологических единиц (таксонов). До полного развития таллюса он различает четыре фазы. В качестве примера он приводит общий характер синагии семяпочек (ovula) и пыльников (stamina). Часто отсутствуют палеоботанические доказательства филогенеза, и часто путают понятия филогенетического изменения и родства.

The *Acta Botanica* publish papers on botanical subjects in English, French, German and Russian.

The *Acta Botanica* appear in parts of varying size, making up volumes.

Manuscripts should be addressed to:

Acta Botanica, Budapest 502, Postafiók 24.

Correspondence with the editors and publishers should be sent to the same address.

The rate of subscription is $ 24.00 a volume.

Orders may be placed with "*Kultúra*" Foreign Trade Company for Books and News papers (1389 Budapest 62, P.O.B. 149. Account No. 218-10990) or with representatives abroad.

Les *Acta Botanica* paraissent en français, allemand, anglais et russe et publient des travaux du domaine des sciences botaniques.

Les *Acta Botanica* sont publiés sous forme de fascicules qui seront réunis en volumes.

On est prié d'envoyer les manuscrits destinés à la rédaction à l'adresse suivante:

Acta Botanica, Budapest 502, Postafiók 24.

Toute correspondance doit être envoyée à cette même adresse.

Le prix de l'abonnement est de $ 24.00 par volume.

On peut s'abonner à l'Entreprise du Commerce Extérieur de Livres et Journaux «*Kultúra*» (1389 Budapest 62, P.O.B. 149 Compte-courant No. 218-10990) ou à l'étranger chez tous les représentants ou dépositaires.

«*Acta Botanica*» публикуют трактаты из области ботаники на русском, английском, французском и немецком языках.

«*Acta Botanica*» выходят отдельными выпусками разного объема. Несколько выпусков составляют один том.

Предназначенные для публикации рукописи следует направлять по адресу:

Acta Botanica, Budapest 502, Postafiók 24.

По этому же адресу направлять всякую корреспонденцию для редакции и администрации. Подписная цена — $ 24.00 за том.

Заказы принимает предприятие по внешней торговле книг и газет «*Kultúra*» (1389 Budapest 62, P.O.B. 149. Текущий счет № 218-10990), или его заграничные представительства и уполномоченные.

Reviews of the Hungarian Academy of Sciences are obtainable at the following addresses:

ALBANIA

Drejtorija Qăndrone e Pärhapjes
dhe Propagandimit tă Librit
Kruga Konferenca e Päzes
Tirana

AUSTRALIA

A. Keesing
Box 4886, GPO
Sydney

AUSTRIA

GLOBUS
Höchstädtplatz 3
A-1200 Wien XX

BELGIUM

Office International de Librairie
30, Avenue Marnix
Bruxelles 5
Du Monde Entier
5, Place St.-Jean
Bruxelles

BULGARIA

HEMUS
11 pl Slaveikov
Sofia

CANADA

Pannonia Books
2, Spadina Road
Toronto 4, Ont.

CHINA

Waiwen Shudian
Peking
P. O. B. 88

CZECHOSLOVAKIA

Artia
Ve Smečkách 30
Praha 2
Poštovní Novinová Služba
Dovoz tisku
Vinohradská 46
Praha 2
Mad'arská Kultura
Václavské nám. 2
Praha 1
SLOVART A. G.
Gorkého
Bratislava

DENMARK

Ejnar Munksgaard
Nörregade 6
Copenhagen

FINLAND

Akateeminen Kirjakauppa
Keskuskatu 2
Helsinki

FRANCE

Office International de Documentation
et Librairie
48, rue Gay-Lussac
Paris 5

GERMAN DEMOCRATIC REPUBLIC

Deutscher Buch-Export und Import
Leninstraße 16
Leipzig 701
Zeitungsvertriebsamt
Fruchtstraße 3—4
1004 Berlin

GERMAN FEDERAL REPUBLIC

Kunst und Wissen
Erich Bieber
Postfach 46
7 Stuttgart S.

GREAT BRITAIN

Blackwell's Periodicals
Oxenford House
Magdalen Street
Oxford
Collet's Subscription
Import Department
Denington Estate
Wellingborough, Northants.
Robert Maxwell and Co. Ltd.
4—5 Fitzroy Square
London W. 1

HOLLAND

Swetz and Zeitlinger
Keizersgracht 471—487
Amsterdam C.
Martinus Nijhof
Lange Voorhout 9
The Hague

INDIA

Hind Book House
66 Babar Road
New Delhi 1

ITALY

Santo Vanasia
Via M. Macchi 71
Milano
Libreria Commissionaria Sansoni
Via La Marmora 45
Firenze
Techna
Via Cesi 16.
40135 Bologna

JAPAN

Kinokuniya Book-Store Co. Ltd.
826 Tsunohazu 1-chome
Shinjuku-ku
Tokyo
Maruzen and Co. Ltd.
P. O. Box 605
Tokyo-Central

KOREA

Chulpanmul
Phenjan

NORWAY

Tanum-Cammermeyer
Karl Johansgt 41—43
Oslo 1

POLAND

RUCH
ul. Wronia 23
Warszawa

RUMANIA

Cartimex
Str. Aristide Briand 14—18
Bucureşti

SOVIET UNION

Mezhdunarodnaya Kniga
Moscow G—200

SWEDEN

Almquist and Wiksell
Gamla Brogatan 26
S—101 20 Stockholm

USA

F. W. Faxon Co. Inc.
15 Southwest Park
Westwood, Mass. 02090
Stechert Hafner Inc.
31. East 10th Street
New York, N. Y. 10003

VIETNAM

Xunhasaba
19, Tran Quoc Toan
Hanoi

YUGOSLAVIA

Forum
Vojvode Mišića broj 1
Novi Sad
Jugoslovenska Knjiga
Terazije 27
Beograd

31. XII. 1973 Index: 26.001